BEITRÄGE

ZUR

PFLANZENPHYSIOLOGIE

VON

Dr. ALBERT BERNHARD FRANK,

PRIVATDOCENTEN DER BOTANIK AN DER UNIVERSITÄT LEIPZIG UND CUSTOS DES UNIVERSITÄTSHERBARIUMS DASELBST.

INHALT.

MIT 5 LITHOGRAPHIRTEN TAFELN.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1868.

Vorwort.

Den beiden Abhandlungen, welche ich hier der Oeffentlichkeit übergebe, habe ich noch folgende Bemerkungen hinzuzufügen.

Die der ersten Abhandlung zu Grunde liegenden Untersuchungen wurden in der Zeit vom Winter bis Sommer dieses Jahres angestellt. Die wichtigsten Thatsachen über die Bewegungen der Wurzeln habe ich bereits in der bei Gelegenheit meiner Habilitation an hiesiger Universität am 11. Januar d. J. gehaltenen Vorlesung ausgesprochen. Einige neueste mir erst nach Abfassung des betreffenden Theiles des Manuscriptes zur Kenntniss gekommene auf unseren Gegenstand bezügliche Mittheilungen Anderer sind am geeigneten Orte unter dem Texte berücksichtigt worden. — Man könnte dieser Abhandlung den Vorwurf der Unvollständigkeit machen: sie lehrt zwar die Mechanik der durch die Schwerkraft und durch das Licht verursachten Bewegungen kennen, aber bis auf den schwachen Versuch im letzten Kapitel vernachlässigt sie die nun sehr wünschenswerth gewordene Naturgeschichte des Geotropismus und des Heliotropismus, d. h. den Nachweis, wie nun in der ganzen Reihe der Gewächse beide Eigenschaften an der Pflanze vertheilt sind und wie aus beiden die definitive Richtung der Pflanzentheile resultirt. Dem habe ich zu entgegnen, dass ich mich von vornherein nur mit der Absicht getragen habe, zunächst Klarheit über die Bewegungsvorgänge selbst zu schaffen, in der Meinung, dass wenn erst einmal das Licht angezündet ist, es eine leichte Arbeit sein wird,

mit demselben die Räume der Natur erleuchtend zu durchwandern. Ueberdies war ich unter den gegenwärtigen Verhältnissen an unserer Hochschule während der letzten Semester von öffentlicher, insbesondere Lehr-Thätigkeit derart in Anspruch genommen, dass eine weitere Ausdehnung der Untersuchungen das Maass meiner Kräfte überstiegen haben würde.

Die zweite Abhandlung wurde behufs meiner Habilitation am 19. October 1866 der philosophischen Facultät zu Leipzig übergeben. Eine weitere Verbreitung derselben dünkte mir wünschenswerth, und so erscheint sie hier nicht nur durch Abbildungen erläutert, sondern auch vielfach bereichert durch weitere Bemerkungen und neue Untersuchungen, welche theils damals schon fertig vorlagen, theils später noch hinzugekommen sind.

Leipzig, im October 1867.

Der Verfasser.

Inhalt.

I.

Ueber

die durch die Schwerkraft verursachten Bewegungen von Pflanzentheilen.

Hierzu Tafel I.

I. Historisches und Kritisches.

Nachdem durch Knight's Rotationsversuche der Beweis geliefert worden war, dass die Richtung der Wurzel nach unten und die des Stengels nach oben eine Folge der Einwirkung der Schwerkraft ist[1]), hat sich der Scharfsinn der Forscher bemüht, eine Erklärung der Art und Weise dieser Einwirkung zu finden. Knight selbst[2]) war der Ansicht, dass, da die Wurzel nur durch allmählichen Ansatz neuer Materie an der Spitze an Länge zunehme, diese Materie aber von den Samenlappen herabsteige, die Schwere auf dieselbe, solange sie noch im

1) Knight's Experimente haben gezeigt, dass auf die Richtungen von Wurzel und Stengel die Centrifugalkraft in ihrem Sinne verändernd einwirkt, derart, dass sich die Wurzel radial nach aussen, der Stengel in die umgekehrte Richtung einstellt. Es muss folglich auch die Schwerkraft die nämlichen Veränderungen in ihrem Sinne auf dieselben ausüben, weil jeder Wirkung, welche die Centrifugalkraft auszuüben im Stande ist, auch die Schwerkraft als eine jener qualitativ gleiche Kraft fähig sein muss. Da nun auch wirklich an aus der Verticalen des Beobachtungsortes abgelenkten Wurzeln und Stengeln Richtungsveränderungen gegen die Verticale hin eintreten, so kann diese Erscheinung nur als eine Wirkung der Schwerkraft betrachtet werden. Höchstens könnte gleichzeitig noch eine andere in gleicher Richtung mit der Gravitation wirkende Kraft, die uns freilich in jeder Beziehung unbekannt sein würde, von Einfluss sein; aber wenigstens die Betheiligung der Schwerkraft ist eine bewiesene Thatsache. — Ich würde es nicht für nöthig gehalten haben, diesen Gedankengang, den in der Hauptsache bereits der treffliche Knight ausgesprochen hat (vergl. Uebersetzung in Treviranus Beiträge z. Pflanzenphys., pag. 193), hier anzuführen, wenn nicht Sachs vor Kurzem in seinem Handbuche der Experimentalphysiologie, Leipzig 1865. p. 99—100 mit der Behauptung aufgetreten wäre, dass die Knight'schen Versuche jenen Beweis nicht erbracht hätten, vielmehr nur bewiesen, dass es sich um irgend eine nahezu vertical wirkende Kraft handelt. Was soll man dazu sagen, wenn an einem solchen Orte eine der grössten Errungenschaften der Physiologie in den Schatten gestellt wird?!

2) Philos. Transact. 1806. p. 99—108. Uebers. in Treviranus, Beiträge. p. 199.

Uebergange aus dem flüssigen in den festen Zustand begriffen ist, stark genug wirken könne, um der Spitze des Würzelchens eine Neigung nach unten zu geben. In der Stengelanlage dagegen, welche allenthalben durch Zunahme ihrer vorher gebildeten Theile in die Länge wachse, werde sich der Nahrungssaft an der unteren Seite anhäufen, wenn das Organ von der perpendiculären Richtung abweicht, dort eine stärkere Verlängerung und somit ein Aufwärtskehren des Stengels veranlassen müssen[1]).

Dutrochet, welcher die Knight'schen Rotationsversuche wiederholt hatte, setzte an die Stelle dieser Erklärungen folgende[2]). In der Rinde liegen die grössten Zellen nach aussen, die kleinsten nach innen, im centralen Gewebssysteme dagegen die kleineren nach aussen, die grösseren nach innen. Je grösser nun eine Zelle sei, um so beträchtlicher werde sie ihr Volumen vergrössern, wenn sie in den Turgescenzzustand versetzt werde. Daher müsse, was die Versuche bestätigen, ein Streif des Rindenkörpers an der Aussenseite, ein Streif des centralen Systemes an der Innenseite convex werden. Da nun aber in der Wurzel das peripherische, im Stengel das centrale System vorwalte, so müsse, was der Versuch gleichfalls bestätige, an einem längshalbirten Stengel das centrale System, an einer längshalbirten Wurzel das peripherische System den Ausschlag bei der Krümmung geben: die Längshälften eines Stengels krümmen sich nach aussen, die einer Wurzel nach innen. Liege nun Wurzel und Stengel horizontal, so werde der schwerere Saft durch die Intercellulargänge nach der dem Boden zugewendeten Seite hinabsinken, und es werde sich dort eine geringere Endosmose herstellen als an der oberen Seite. Dadurch aber werde das zur geraden Richtung erforderliche Gleichgewicht aufgehoben, die obere Seite werde sich immer stärker in ihrem Sinne zu krümmen suchen, als die untere; daher werde sich der Stengel aufrichten, die Wurzel abwärts krümmen[3]). Bei abwärts wachsenden Stengeln (junge Triebe von *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium erectum*, *Typha latifolia*,

---

1) Treviranus, Beiträge. p. 200.
2) Ann. d. sc. nat. 1833. p. 413—435.
3) l. c. p. 415—420.

Blüthenstiele von *Borago officinalis*), sowie bei den aufwärts wachsenden Luftwurzeln von *Pothos*arten erkläre sich die abweichende Richtung aus dem abweichenden anatomischen Baue, und es sollen in der That Längshälften solcher Organe in der der gewöhnlichen Weise entgegengesetzten Richtung sich krümmen. Sind endlich sämmtliche Zellen der Rinde und des centralen Systemes gleich gross, so könne keine Krümmungstendenz bedingt werden. So bei den Rhizomen von *Nymphaea*, *Iris etc.*[1]).

Im Jahre 1828 erhielt die Knight'sche Erklärung der Abwärtskrümmung der Wurzelspitze den ersten Stoss durch die Experimente Henry Johnson's[2]). Auf einem horizontalen Brette wurde ein senkrechtes Holz befestigt, welches in einem Ausschnitte an der Spitze einen drehbaren Querbalken, eine feste Rolle darstellend, trug. Ueber denselben lief ein Faden hinweg, welcher am einen Ende befestigt war an der Spitze des horizontal oder aufwärts gerichteten Würzelchens einer Bohnenkeimpflanze, die mit einer Nadel auf dem horizontalen Brette festgestochen worden war. Das auf der anderen Seite herabgehende Fadenende wurde mit einem Gewichte von 10 Gran beschwert, die Vorrichtung in einen dunkeln Kasten gestellt. Trotzdem krümmte sich das Würzelchen in zwei Tagen deutlich abwärts[3]). Kurz darauf zeigte auch Pinot[4]), wie die Wurzeln von Keimpflanzen (*Lathyrus odoratus*), welche über einer Quecksilberoberfläche befestigt sind, nach abwärts in das specifisch schwerere Quecksilber 8—10‴ tief hineinwachsen.

Wigand[5]), welcher die Knight'schen Rotationsversuche abermals

---

1) l. c. p. 422—434.

2) Jameson's Edinburgh new philos. Journal, 1828. p. 312—317. Vergl. Referat in Linnaea 8. Band (1830). p. 145—148 des Litteraturberichtes.

3) Ich finde diesen Versuch seit Röper (Uebersetzung von Decandolle's Pflanzenphysiol. Stuttgart 1835. II. Band. p. 562. Anm. 2) nicht wieder erwähnt, obgleich es die Pflicht derjenigen späteren Schriftsteller, welche die Knight'sche Erklärungsweise adoptirten, gewesen wäre, diesen Versuch zu wiederholen, oder wenigstens ihn mit gleicher Ehrlichkeit zu registriren, wie solche Angaben, welche ihre Ansichten unterstützen. Denjenigen, welche sich mit der einschlägigen Litteratur beschäftigen mussten, konnte er nicht entgehen.

4) Ann. d. sc. nat. XVII (1829) p. 94.

5) Botanische Untersuchungen. Braunschweig 1854.

wiederholte[1]), auch durch Versuche zeigte, wie die Richtung der Wurzel nach unten von der Beschaffenheit, der Feuchtigkeit, der Beleuchtung und der Stellung des Keimbodens gegen den Samen unabhängig ist[2]), wiess darauf hin, dass die anatomischen Verhältnisse, welche DUTROCHET seiner Ansicht zu Grunde gelegt hatte, vielfach unrichtig sind, erhob auch mit Recht Bedenken gegen die Forderung, dass ein aus grösseren Zellen zusammengesetztes Gewebe sich in der Turgescenz stärker ausdehnen solle als ein aus kleineren Zellen bestehendes. WIGAND neigt sich daher mehr der KNIGHT'schen Erklärungsweise zu[3]), vermuthet jedoch, dass die Abwärtskrümmung der Wurzelspitze dadurch zu Stande kommen könne, dass sich jede einzelne Zelle derselben ebenso verhalte, wie ein einzelliges der Abwärtskrümmung fähiges Gebilde. Da nämlich das Protoplasma in Folge seiner Schwere mit der dem Erdmittelpunkte zugekehrten Wand einer aus der verticalen Richtung abgelenkten Zelle in innigere Berührung als mit der oberen kommen und daher diese Zellwand stärker ernähren und ausdehnen müsse, so werde sich eine sackartige Erweiterung der Zelle nach unten bilden und damit der Anfang einer Krümmung entstehen[4]). Allein HOFMEISTER[5]) hat später sehr richtig bemerkt, dass durch ein derartiges einseitig gesteigertes Flächenwachsthum die stärker gewachsene Seite convex werden und daher gerade die entgegengesetzte Bewegung eintreten müsste.

HOFMEISTER kehrte vielmehr, was die Abwärtskrümmung der Wurzeln anlangt, wiederum zur KNIGHT'schen Erklärungsweise zurück: die Strecke der Wurzel, welche der Abwärtsbeugung fähig ist, zeige eine weiche breiartige Beschaffenheit und folge der Einwirkung der Schwerkraft in der nämlichen Weise, wie ein Tropfen einer zähen Flüssigkeit[6]). Dies gehe auch aus folgenden Versuchen hervor. Befestige man keimende

---

1) l. c. p. 145—152.

2) l. c. p. 141—144.

3) l. c. p. 163—165.

4) l. c. p. 165—166.

5) Ueber die durch Schwerkraft bestimmten Richtungen von Pflanzentheilen. Pringsheim's Jahrb. III. Band. p. 80.

6) l. c. p. 102.

Samen oder austreibende Zwiebeln oder Knollen (Keimpflanzen von Cerealien, Leguminosen, Cruciferen, Zwiebeln von *Oxalis tetraphylla* und *Allium Cepa*) auf einer undurchdringlichen horizontalen Unterlage, so sollen die Wurzeln sich derselben dicht angeschmiegt weiter entwickeln, ohne je von ihr dadurch sich zu erheben, dass ihre ausgebildeten Theile nach unten concave Krümmung annehmen[1]) (I). Und nur wenn man die zu einiger Länge vertical abwärts entwickelten Wurzeln von Keimpflanzen einer horizontalen glatten Platte dicht auflege und das Pflänzchen an der Platte unverrückbar befestige, trete zunächst die durch die Schwerkraft bewirkte Hebung des älteren Theiles der Wurzel ein (s. unten), und nachdem die Spitze der Wurzel auf diese Weise eine Strecke weit über die Platte gehoben worden, wende sich der fortwachsende jüngere Theil abwärts, bis sein Ende auf die Platte trifft (Ib). Ferner krümme sich eine Wurzel, von welcher nahezu die Längshälfte des Gewebes durch einen Secantenschnitt abgetrennt worden sei, wenn sie wagrecht aufgestellt werde, stets nach unten, gleichgültig ob die verwundete Seite nach oben, seitwärts oder nach unten gerichtet sei[2]) (II). Ferner beschreibe der an seinen Endpunkten durch aufgetropftes Wachs fixirte krümmungsfähige Theil einer Wurzel, welche an einem vertical stehenden Brettchen horizontal befestigt sei, einen sanften, beständig nach oben geöffneten Bogen[3]) (III). Und wenn man endlich Keimpflänzchen oberhalb einer Quecksilberoberfläche derart befestige, dass die Wurzeln in Winkeln von etwa 45° schräg nach unten gerichtet sind und 1—5 mm. tief in das Quecksilber eintauchen, so sollen sich alle Wurzeln, soweit sie dabei nicht zu Grunde gehen, im Quecksilber aufwärts beugen und zum Theil endlich aus dessen Oberfläche wieder hervorwachsen[4]) (IV).

Bei der Erklärung der Aufwärtskrümmung von Stengeln, Blättern und nach Hofmeister auch der älteren Theile der Wurzeln, geht Hofmeister von den Spannungszuständen aus, welche zwischen verschiedenen Geweben der Pflanzentheile obwalten, sobald dieselben aus dem Knospenzustande herausgetreten sind. Immer zeige sich dann, dass

---

1) l. c. p. 94. 2) p. 100. 3) p. 101. 4) p. 106.

ein Theil der Gewebe (Cuticularisirte Schichten der Epidermis und die Gefäss- und Holzbündel), wenn isolirt, einen kleineren, ein anderer Theil (saftreiches Parenchym der Rinde, des Markes, der Blattspreite etc.) im gleichen Falle einen grösseren Raum einnehme, als im unverletzten Organe, dass daher in letzterem sich beide Theile, da sie fest mit einander verwachsen sind, in gegenseitiger Spannung befinden, indem der eine im Zusammenziehungs-, der andere im Ausdehnungsstreben begriffen sei[1]. Bei den röhrenförmigen Blättern von *Allium Cepa* sei das grüne Parenchym allein im Ausdehnungsstreben begriffen, da ein die Längsachse einnehmender Markcylinder fehlt. Die Epidermis, sowie die Auskleidung der axilen Höhle, sollen durch ihr Zusammenziehungsstreben jenem Ausdehnungsstreben das Gleichgewicht halten, die dünnen Gefässbündel aber, welche verhältnissmässig wenig zahlreich das grüne Parenchym durchziehen, keine erheblichen Differenzen der Spannung von diesem zeigen. Bei Sprossen mit geringer Rindenentwickelung befinde sich das saftreiche Mark vorzugsweise im Ausdehnungsstreben, während Epidermis, Rinde und Gefässbündel die passiv gedehnten Schichten ausmachen (Sprossen von *Rubus Idaeus*, *Erigeron grandiflorum*, *Oenothera biennis*, *Vitis vinifera*, *Fraxinus excelsior*). Wenn nun an diesen Organen nach ihrer Ablenkung aus der Verticalen eine Krümmung zenithwärts eingetreten sei, so strecke sich das Blatt von *Allium Cepa* nach Ablösung der Epidermis, und bei den letzterwähnten Sprossen der entblösste Markcylinder unter Verlängerung gerade. Daraus gehe hervor, dass die Aufwärtskrümmungen dadurch geschehen, dass in der unteren Längshälfte des Organes die Dehnbarkeit derjenigen Zellmembranen zunimmt, welche der Expansion der im Ausdehnungsstreben begriffenen Membranen Widerstand leisten[2]. Auch auf einzellige, der Aufwärtskrümmung fähige Organe, sei dieses Gesetz anwendbar, da hier eine analoge Differenz der Spannung und zwar zwischen der äussersten und den inneren Schichten der Zellhaut obwalte[3], wie sich aus der an der Aussenseite concaven Krümmung eines isolirten radialen Längsstreifens aus der Wand einer *Nitella*- oder

---

1) l. c. p. 81. 2) p. 87—88. 3) p. 89.

*Cladostephus*stengelzelle ergebe[1]). Abweichend von den übrigen vielzelligen Organen sollen sich die Strünke der Hutpilze verhalten: zerlegt man diese in Längsscheiben, welche horizontal aufgestellt werden, so krümmen sich dieselben aufwärts, gleichgültig nach welcher Seite die Flächen oder Kanten des Schnittes gekehrt sind; es gehe daraus hervor, dass jede der zahlreichen Hyphen des Strunkes sich wie ein einzelliges der Aufwärtskrümmung fähiges Organ verhalten müsse[2]). Dass auch bei vielzelligen Organen die Spannungsdifferenzen in den Zellwänden bestehen, zeige sich darin, dass radiale Längsschnitte aus krümmungsfähigen Stengeln, deren Dicke weniger als den Durchmesser einer Zelle beträgt, an derjenigen Kante concav werden, welche von dem passiv gedehnten Gewebe eingenommen wird[3]).

Diesen Ansichten hat sich gegenwärtig Sachs[4]) angeschlossen. Er sucht ihnen noch eine weitere Ausdehnung zu geben, indem er das Streben nach abwärts zu wachsen bei den Papillen, Röhren und Lamellen des Hymeniums der Hutpilze, bei dem unteren Theile der Cotyledonarscheide von *Allium Cepa* und *Phoenix dactylifera* und bei den Blüthenstielen von *Borago officinalis*, sowie wahrscheinlich noch vieler anderer hängender Blüthen aus einer ähnlichen breiartig zähflüssigen Substanz dieser Theile, wie bei den Wurzelspitzen erklärt. Auch das anfängliche Ueberhängen der Blattknospe keimender Dicotyledonen (*Phaseolus, Ricinus, Vicia, Tropaeolum* etc.) erfolge wahrscheinlich, weil das Gewicht der Knospe die weiche Region des jungen Stammgliedes abwärts zieht[5]). Die Hofmeister'sche Erklärung der Aufwärtskrümmung nimmt Sachs mit der Modification an, dass nicht die Dehnbarkeit der unteren passiven Schicht sich aufwärts krümmender Sprosse zunimmt, sondern dass, wie Messungen zeigen, die Krümmung durch stärkeres Längenwachsthum jener Schicht bedingt werde, welches dem Ausdehnungsstreben des Markes auf dieser Seite mehr Spielraum gewähre. Eine wesentlich andere Anschauung wird aber dadurch offenbar nicht an die Stelle der Hofmeister'schen gesetzt. Die Sachs'sche

---

1) p. 82. 2) p. 93. 3) p. 82.
4) Experimentalphysiologie. Leipzig 1865. p. 92--96.
5) l. c. p. 93—94.

Erklärung spricht es nur bestimmter aus, wie es die untere passive Schicht anfange, um dem Ausdehnungsstreben des Schwellgewebes weniger Hinderniss entgegenzusetzen. Zwar hat Sachs in einem Falle beobachtet, dass der Markcylinder eines aufwärts gekrümmten Stammstückes von *Nicotiana Tabacum* nach der Entkleidung aller ihn spannenden Schichten einen merklichen Rest von Krümmung beibehielt. Allein es wird dafür eine Erklärung gegeben, welche die Hofmeister'sche Theorie immer noch rettet. Es habe sich nämlich gezeigt, dass die isolirten Längshälften des Markcylinders sich an der Aussenseite concav krümmen, zum Beweise, dass die peripherischen Theile desselben den centralen gegenüber als passiv gedehnte Schichten zu betrachten seien, und eben nur der centrale Theil des Markcylinders das Schwellgewebe darstelle. Die Aufwärtskrümmung des Markes sei daher immer wieder nur eine Folge davon, dass zwischen der unteren passiven Schicht desselben und dem im Ausdehnungsstreben begriffenen Marktheile eine geringere Spannung herrsche als zwischen dem letzteren und der oberen passiven Schicht des Markgewebes[1]. Die Vorstellung endlich, welche sich Sachs von der Art und Weise macht, in welcher die Schwerkraft jene Wirkungen bei der Aufwärtskrümmung ausübt, läuft darauf hinaus, dass das Imbibitionswasser der Membran und das Wasser der Zellhöhlen in horizontalliegenden Organen einen Druck auf die Zellmembranen in den passiv gedehnten Gewebeschichten der unteren Hälfte ausübt, wodurch die Molecüle derselben zunächst um ein Geringes auseinander gedrängt werden; dadurch sei aber die Einlagerung neuer Substanzmolecüle in horizontaler Richtung, also ein Flächenwachsthum dieser Theile erleichtert, und so wiederhole sich dieser Process beständig von Neuem[2].

Neuerdings hat Hofmeister[3] seinen erwähnten Versuchen und Schlussfolgerungen nochmaligen Ausdruck gegeben; nur wird die Möglichkeit hervorgehoben, dass auch eine Steigerung der Expansion der Schwellgewebe der unteren Längshälfte des Organes bei der Ver-

1) l. c. p. 506—509.
2) l. c. p. 510.
3) Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867. p. 281—288.

mittelung der Aufwärtskrümmung betheiligt sein kann[1]. Der moleculare Vorgang, welcher die Zunahme des Expansionsstrebens, wie die der Dehnbarkeit vermittelt, bestehe aller Wahrscheinlichkeit nach so gut als ausschliesslich in einer Steigerung der Einlagerung von Wassertheilchen zwischen die festen Theilchen der Membran in der Richtung der Fläche derselben[2].

In hervorstechender Weise leidet die Hofmeister'sche Erklärungsweise Mangel an Einfachheit. Abgesehen noch davon, dass wir beiden entgegengesetzten Bewegungen nicht einfach die entgegengesetzten Einwirkungen der Schwerkraft auf die Pflanze zu Grunde gelegt sehen, finden wir sogar eine und dieselbe Bewegung, die Aufwärtskrümmung, in verschiedenen Fällen auf verschiedene Weise erklärt: bei den einzelligen Organen und bei den Strünken der Hutpilze sind es die Membranen der einzelnen Zelle, auf welche die Schwerkraft ihren Einfluss ausübt, während bei den übrigen vielzelligen Organen den ganz analog gebauten Zellen diese Eigenthümlichkeit abgeht, vielmehr ganze Gewebe angenommen werden, welche sich in Bezug auf die Einwirkung der Schwerkraft analog verhalten wie in jenen Fällen die Membranen der einzelnen Zelle, ohngeachtet den vielzelligen Pilzstrünken ganz ähnliche Spannungsverhältnisse der Gewebe zukommen wie den übrigen vielzelligen Organen.

Prüfen wir aber die Beweisführungen Hofmeister's, so können die zahlreichen Widersprüche nicht verkannt werden, in welchen sich dieselben unter sich sowohl wie mit allbekannten Thatsachen befinden.

Bekanntlich beschreibt die Spitze der Hauptwurzel einer keimenden Pflanze, z. B. von *Pisum sativum*, sobald dieselbe, sei es in genau vertical aufrechter, sei es in horizontaler, sei es in schräg auf- oder abwärtsgehender Richtung aufgestellt wird, bei ihrer Verlängerung einen nach unten geöffneten Bogen, so lange bis die äusserste Spitze der Wurzel wiederum die senkrecht abwärtsgehende Richtung angenommen hat. Es liegt auf der Hand, dass bei einer in verticaler Richtung verkehrt stehenden Wurzel jene Bewegung nicht in dieser

1) l. c. p. 287. 2) p. 288.

Form eintreten könnte, wenn die Substanz dieses Theiles eine breiartige Consistenz besässe. In diesem Falle müsste hierbei die weiche Masse über den starreren älteren Theil allseitig herunterfliessen, wovon man sich an einer senkrecht stehenden, am oberen Ende erwärmten Siegellackstange leicht überzeugen kann; und an dieser Erscheinung würde auch dadurch nichts geändert werden, dass der weiche Theil beständig nach der einen Seite hin eine starrere Consistenz annimmt und von der anderen Seite her in gleichem Maasse vermehrt wird. —

Nach Hofmeister[1]) und Sachs[2]) zeigt die Wurzelmütze eine von den darunter liegenden Theilen verschiedene Beschaffenheit: sie besitze keine breiartige Consistenz, sondern stelle eine starre Hülle dar, welche sogar das Abwärtssinken der horizontal stehenden Wurzelspitze verhindern könne, dafern der breiartige Theil der letzteren ganz in derselben eingeschlossen ist; so bei vielen Nebenwurzeln, welche bekanntlich ihre Anlegungsrichtung beibehaltend in etwa horizontaler Richtung fortwachsen; nur wenn der zähflüssige Theil der Wurzelspitze hinten noch aus der starren Haube hervorrage, wie bei den Hauptwurzeln, wirke die letztere sammt dem in ihr ruhenden Wurzelbrei wie eine Belastung und führe die Krümmung an der freiliegenden weichen Strecke herbei. In einem offenbaren Widerspruche hiermit steht der Ausspruch Hofmeister's[3]) und Sachs's[4]), dass bei der im Boden senkrecht abwärts wachsenden Wurzel sich die äusserste Spitze vermöge ihrer breiartigen Beschaffenheit in die kleinen Zwischenräume zwischen den Bodenpartikelchen einsenke, und dass eine beim Abwärtswachsen auf ein undurchdringliches Hinderniss stossende Wurzel sich demselben wie ein weicher Brei dicht anschmiege, die Vertiefungen und Lücken desselben oft mit ihrer Substanz ausfüllend, eine sehr häufige Erscheinung, die allerdings an das Verhalten eines hingeflossenen Breies denken lassen könnte. Wenn aber in diesem Falle die Wurzelmütze die Wirkungen der Gravitation auf den Wurzelbrei nicht zu verhindern im Stande ist, so kann sie es

---

1) Pringsh. Jahrb. III. p. 104.
2) Experimentalphysiologie. p. 93.
3) Pringsh. Jahrb. III. p. 106.
4) Experimentalphysiologie. p. 94.

auch in jenen Fällen nicht im Stande sein, und die Nebenwurzeln müssten ihre Enden ebenfalls senkrecht abwärtskrümmen, dafern die letzteren dieselbe breiartige Beschaffenheit besitzen. Eine Verschiedenheit der Consistenz lässt sich aber zwischen den Spitzen der Haupt- und der Nebenwurzeln nicht beobachten. Ueberdies ist auch die behauptete differente Consistenz von Wurzelmütze und darunter liegendem Gewebe nicht in der Natur begründet. Einzelne wenige Fälle (z. B. Wurzeln von *Phragmites communis*) mögen an ein solches Verhältniss denken lassen, die grosse Mehrzahl unmöglich.

Allein die Wurzelspitzen machen ja auch nichts weniger als den Eindruck einer breiartigen Masse, sie zeigen vielmehr einen hohen Grad von Steifigkeit und Turgescenz, welcher, im frischen, nicht welken Zustande der Wurzel, jeden Versuch die eben eingetretene Abwärtskrümmung durch gewaltsames Zurückbiegen in die ursprüngliche gerade Richtung zu verwandeln, alsbald mit einem Zerbrechen an der gekrümmten Stelle beantwortet. — Ferner lässt sich aus der Abwesenheit von Gewebespannungen im beugungsfähigen Theile der Wurzel und aus dem oben mit (II) bezeichneten Versuche noch nicht Hofmeister's Schluss ableiten, denn eine Abwärtskrümmung würde auch eintreten können, wenn die jedesmal zenithwärts liegende Kante des Wurzelendes oder irgend eines Gewebestreifens desselben ein stärkeres Längenwachsthum erlitte. — Was aber den oben mit (III) bezeichneten Versuch anlangt, so ist nicht abzusehen, was derselbe beweisen soll. Wenn wir an einer horizontalstehenden Wurzel die des Längenwachsthums fähige Spitze an ihren beiden Enden fixiren, so muss jede Verlängerung dieses Wurzeltheiles eine Krümmung desselben bewirken. Nun hat aber Hofmeister selbst durch Versuche erwiesen[1]), dass der sichtbaren Einwirkung der Schwerkraft auf die Wurzelspitze stets ein gewisses Längenwachsthum derselben vorangeht; es wird also auch in diesem Falle die sichtbar werdende Krümmung eine Folge der Verlängerung dieses Wurzeltheiles sein, und damit würde sich die von Hofmeister erwähnte Erscheinung im Einklange befinden, dass bei dem in

1) Pringsh. Jahrb. III. p. 98.

Rede stehenden Versuche jedes nicht völlig gerade Wurzelende die schon bei Beginn des Versuches vorhandene, wenn auch noch so geringe Krümmung steigert, gleichviel welches ihre Richtung ist; eine Erscheinung, welche unmöglich wäre, wenn die von Hofmeister beobachtete, in einem nach oben geöffneten seichten Bogen erfolgte Krümmung eine Folge der Massengravitation des an beiden Enden fixirten Wurzelstückes gewesen wäre. In einem ganz unlösbaren Widerspruche mit der zuletzt erwähnten Erscheinung steht eine andere von Hofmeister angeblich ebenfalls gesehene, dass nämlich nach Umdrehung des nach oben seicht concav gekrümmten, an beiden Enden fixirten Wurzelendes, das der jüngsten Spitze nächste Stück desselben sich nach unten convex krümmte, während der erstgebildete Bogen um vieles niedriger ward, ja dass diese erste Krümmung bisweilen in die entgegengesetzte übergeführt wurde, wenn die Umkehrung sehr bald nach Eintritt derselben stattfand.

Andere von Hofmeister mitgetheilte Angaben würden dagegen, wenn sie auf Wahrheit beruhen, seiner Ansicht eine kräftige Stütze verleihen, so die oben mit (I) und (IV) bezeichneten Versuche. Das Folgende wird zeigen, inwieweit diese Versuche, sowie diejenigen, welche die Mechanik der Aufwärtskrümmung horizontal liegender Organe veranschaulichen sollen, thatsächlich begründet sind und zu den Hofmeister'schen Schlüssen berechtigen.

II. Gewebespannungen.

Aus den bereits erwähnten von Hofmeister[1]) zuerst genauer beschriebenen Gewebespannungen folgt nothwendig, dass radiale Längsstreifen aus Organen, in welchen Gewebespannungen bestehen, eine Krümmung annehmen müssen, deren Convexität von dem Schwellgewebe, deren Concavität von dem gespannten Gewebe eingenommen wird. Je grösser die Längendifferenz beider Gewebe im isolirten Zustande ist, desto stärker wird die Krümmung des Bogens sein müssen. Man wird also aus der Grösse dieser Krümmungen einen Schluss auf die Grösse der Gewebespannung, welche im unverletzten Organe besteht, machen können. Mit derartigen Krümmungen sind vielfach solche Krümmungen verwechselt und als Ausdruck von Spannungszuständen der Gewebe im unverletzten Sprosse betrachtet worden, welche eintreten, wenn die Längsstreifen in Wasser gelegt werden. Namentlich hat Dutrochet in seinen oben citirten Arbeiten die Krümmungen isolirter Gewebe beim Liegen in Wasser beobachtet; aber auch bei Hofmeister[2]) und Sachs[3]) werden beide Erscheinungen hin und wieder vermengt. Nur diejenigen Krümmungen von aus einem schwellenden und einem passiv gedehnten Gewebe zusammengesetzten Streifen, und nur diejenigen Längen isolirter Gewebe, welche sich unmittelbar nach der Zergliederung und solange die Streifen mit ihrem eigenen Safte benetzt sind, herstellen, werden als Ausdruck der Gewebespannungen im lebendigen Organe gelten können. Einlegen in Wasser bringt Erscheinungen hervor, die durch die neuen Verhältnisse, in welche die Gewebe gebracht worden sind und welche im unverletzten Organe nicht herrschen, erst geschaffen werden.

Hofmeister zeigte in seinen genannten Arbeiten, dass die isolirte Epidermis kürzer ist als die Rinde, so dass ein mit Epidermis beklei-

---

1) Pringsh. Jahrb. II. p. 253—256; III. p. 81—82.
2) Pringsh. Jahrb. III. p. 83; Pflanzenzelle p. 271.
3) l. c. p. 471—472.

deter Rindestreifen aussen concav wird, dass aber Epidermis, Rinde und Gefässbündel zusammen beim Isoliren kürzer, das Mark länger wird als der unverletzte Spross, so dass die Längshälften eines gespaltenen Stengels ebenfalls an der Aussenseite concav werden. Und SACHS[1]) zeigte, wie in den meisten Fällen die Epidermis kürzer als die Rinde, diese kürzer als das Holz, dieses kürzer als das Mark ist. Ferner hat HOFMEISTER[2]) erkannt, dass die Spannungen Folgen erhöhten Wassergehaltes der Schwellgewebe sind, dass die Zellmembranen der letzteren relativ mehr Wasser einlagern als die passiv gedehnten Membranen, und dass darauf ihre grössere Länge beruht. Denn bei Wasserentziehung (Welken) wird die Spannung vermindert, endlich vernichtet oder in die entgegengesetzte übergeführt, was sich leicht an den Krümmungen und Längen isolirter Längsstreifen bei ihrem Welkwerden constatiren lässt. Da nun Epidermis, Rinde, Gefässbündellage und Markschicht eines Sprosses im isolirten Zustande und so lange sie nur von ihrem eigenen Safte benetzt sind, keine Krümmungen zeigen, nur die verschiedenen Längen annehmen in der Weise, wie es SACHS beobachtet hat, so folgt, dass die Zellen dieser einzelnen Gewebe ein verschieden grosses Imbibitionsvermögen für wässerige Flüssigkeit besitzen, dass aber im vorliegenden Falle dieses Vermögen in jeder Längswand im Umfange der Zelle gleich gross ist.

Die Erscheinungen, welche beim Einlegen gespaltener Pflanzentheile in Wasser sichtbar werden, werden in denjenigen Fällen rein hervortreten, wo Gewebespannungen gar nicht vorhanden sind. So an den jugendlichen, im Längenwachsthume begriffenen Wurzelenden, z. B. von *Pisum sativum*. Werden Keimwurzeln dieser Pflanze von der Spitze aus etwa einen halben Zoll weit in zwei Längshälften aufgespalten, so liegen die letzteren unmittelbar nach der Operation mit ihren Schnittflächen allenthalben auf einander, ihre gerade Richtung beibehaltend; wenn dagegen der Schnitt genügend weit in die älteren Theile fortgeführt worden war, so klaffen sie auch an dieser Stelle etwas aus-

1) l. c. p. 468—471.
2) Pflanzenzelle p. 272.

einander (in Folge der dort herrschenden Spannungen), während die jüngeren Theile gerade Richtung beibehalten. Auch wenn das Wurzelende in mehrere Längsstreifen zerlegt wird, behält ein jeder seine gerade Richtung bei. Die Gewebe befinden sich also hier nicht in gegenseitiger Spannung. Werden in der angegebenen Weise aufgespaltene Wurzelenden in Wasser gelegt, so tritt auch zunächst noch keine Veränderung ein. Nach einiger Zeit nehmen aber die Längshälften eine Krümmung an, deren Concavität die Schnittfläche bildet und welche oft bis zu 90° fortschreitet, derart, dass die Enden einander kreuzend nach den entgegengesetzten Seiten hinüberweisen. Die Bewegung erfolgt langsam, sie ist in der Regel erst nach mehreren Stunden beendigt. Die Entfernung, bis zu welcher der Anfang der Krümmung hinter die Wurzelspitze zurückreicht, ist nicht bei allen Wurzeln von *Pisum sativum* dieselbe, das Maximum beträgt etwa 3‴; Länge und Krümmungsgrösse des Bogens sind hiernach veränderlich. Bestimmt man aber nach Ohlert's bekanntem Vorgange [1]) die Länge der Strecke des Wurzelendes, innerhalb welcher das Längenwachsthum der Wurzel erfolgt, so überzeugt man sich, dass diese Strecke durchschnittlich ebensoweit zurückreicht als die, innerhalb welcher jene Krümmungen hervorgebracht werden können, dass beide Stellen zusammenfallen, dass also die Gewebe nur solange als ihre Zellen noch in die Länge wachsen, jener Erscheinung fähig sind. Auch bei den Wurzeln anderer Pflanzen (*Phaseolus multiflorus, Linum usitatissimum, Tropaeolum majus*) fallen beide Strecken zusammen. An Nebenwurzeln stellen sich diese Krümmungen ebenso ein, wie an den Hauptwurzeln. An Wurzeln anderer Pflanzen (*Zea Mays, Phragmites communis, Sium latifolium. Alisma Plantago*) lassen sich diese Erscheinungen nicht hervorrufen: die aufgespaltenen Enden behalten im Wasser liegend gerade Richtung.

Wenn man eine Längshälfte des Wurzelendes in einen oberflächlichen, mittleren und inneren an das Gefässbündel grenzenden Rindestreif zerlegt, so nimmt beim Liegen in Wasser in der Regel jeder eine Krümmung an, deren Concavität von der centripetalen Seite gebildet wird. Nur die Epidermis zeigt eine geringere Wassereinlagerung als

1) Linnaea 1837. p. 615.

das übrige Gewebe, denn der oberflächliche Streif wird schwächer gekrümmt, bleibt auch bisweilen ganz gerade, während der folgende Streif starke Krümmung annimmt. Bei *Phaseolus multiflorus* ist dies noch deutlicher. Es muss hiernach jedem Längsstreif des Wurzelendes das Streben zukommen, in die nach aussen gekehrte Seite mehr Wasser einzulagern als in die gegenüberliegende. Dass die Erscheinung auf Wasseraufnahme beruht, wird dadurch bewiesen, dass beim Einlegen solcher Schnitte in concentrirte Zuckerlösung die Bewegungen ausbleiben, und dass die in Wasser eingetretenen Krümmungen dadurch wieder ausgeglichen werden.

Ein der Wurzelrinde ganz ähnliches, aber entgegengesetztes Verhalten zeigt die Rinde der Stengelorgane. Ein abgezogener Epidermisstreif des Stengels von *Impatiens Roylii* wird, sobald er in Wasser kommt, an der Aussenseite concav, und diese Krümmung schreitet rasch weiter fort, so dass der Streif nach einiger Zeit in zahlreichen Spiralwindungen eingerollt ist. Wird ein dünner, durch einen tangentialen Längsschnitt abgetragener, von der Epidermis entblösster Rindestreif derselben Pflanze in Wasser gelegt, so zeigt er ganz dieselben Erscheinungen wie die Epidermis. Die folgende dem Gefässbündelringe angehörige Schicht besteht aus mehreren Lagen derbwandiger Zellen, in welchen stellenweise die eigentlichen Gefässbündel liegen. Dieses Gewebe, in gleicher Weise isolirt und in Wasser gelegt, bleibt gerade oder wird nur wenig an der Aussenseite concav. Die isolirte äusserste Schicht des Markes, welche aus den kleinen Zellen desselben besteht, nimmt in Wasser unter beträchtlicher Verlängerung nur stellenweise eine Krümmung an, deren Concavität nach aussen gekehrt ist. Die innere grosszellige Markschicht wird in Wasser unter starker Verlängerung nach innen etwas concav, vermuthlich, weil die innersten an die Markhöhle grenzenden Zellen dem Absterben näher stehen und daher geringeres Imbibitionsvermögen für Wasser besitzen mögen. Ebenso verhalten sich die Gewebe des Stengels von *Cirsium oleraceum*. Das Collenchym der Rinde zeigt hier die gleichen Erscheinungen, wie das grüne Rindeparenchym; auch scheint der Weichbast, welcher hier deutlich entwickelt ist, die Eigenschaften der Rinde zu theilen. Streifen aus dem tiefer liegenden,

wie aus dem innersten an die Höhle grenzenden Markgewebe, beschreiben in Wasser zuerst einen an der Innenseite concaven Bogen, alsbald hört aber die Bewegung auf, und der Bogen gleicht sich unter fortwährender beträchtlicher Verlängerung des ganzen Streifens allmählich wieder aus, bis letzterer gerade oder an der Aussenseite sehr schwach concav geworden ist, offenbar, weil auch hier die tiefer liegenden Markzellen eine langsamere Imbibition zeigen. — Die Krümmungen der Epidermis und der Rinde erfolgen unmittelbar nach deren Einlegen in Wasser am energischsten, nehmen dann fortwährend an Geschwindigkeit ab, sind aber gewöhnlich erst nach eini en Stunden beendigt.

Da nun die Epidermis allein schon jene Krümmungen zeigt, und da man dieselben auch an den dünnsten aus Stengeln oder Wurzelenden entnommenen Rindeschnitten, welche man herzustellen vermag, mit gleicher Evidenz eintreten sieht, so muss in jeder Zelle eine Differenz des Imbibitionsvermögens der auswärts und einwärts gekehrten Längswände bestehen. Ueberdies hat Hofmeister an mehreren Beispielen bewiesen, dass die bewegende Kraft bei den durch Wasser verursachten Krümmungen ihren Sitz in der Zellmembran hat. Es wird also nicht nur in den nach innen und nach aussen gekehrten Längswänden der Rindezellen, sondern auch in jeder dieser Wände selbst eine Differenz des Imbibitionsvermögens für Wasser in den aufeinanderfolgenden Schichten angenommen werden müssen. Bei den Stengelrindezellen wird die Imbibitionsfähigkeit in den von aussen nach innen auf einander folgenden Schichten einer Zellhaut zu–, in den Wurzelrindezellen abnehmen. So sehen wir diese Verhältnisse nicht symmetrisch um den Mittelpunkt der Zelle vertheilt, vielmehr in Beziehung zu dem ganzen Organe gebracht; es ist also hier die Einheit der Zelle der höheren Einheit des Organes untergeordnet.

Durch Wasser können offenbar auch diejenigen Kräfte gesteigert werden, welche die Spannung der Gewebe bewirken, weil die Schwellgewebe, in Wasser gebracht, davon weit mehr aufnehmen als die passiv gedehnten Gewebe, und daher länger zu werden suchen. Desshalb werden die Bewegungen, welche stattfinden wenn der Länge nach aufgespaltene Organe, in welchen Gewebespannungen herrschen, in Wasser

gelegt werden, weder der reine Ausdruck der Spannungsverhältnisse, noch des ungleichseitigen Imbibitionsstrebens der Zellhaut sein können.

Dass in der unverletzten Rinde des Wurzelendes und des Stengels das ungleichseitige Imbibitionsvermögen der Zellhäute sich nicht geltend macht, obgleich das Organ reichlich mit Saft erfüllt ist, wird seinen Grund offenbar darin haben, dass die Concentration dieses Saftes jene Erscheinung verhindert. Die Flüssigkeit, welche in den Zellhäuten sitzt, wird sicher nicht reines Wasser sein, und die im Zelleninhalte vorhandene Flüssigkeit besitzt ja einen erheblichen Concentrationsgrad. Der in der Pflanze enthaltene Saft wird daher wie eine Zuckerlösung wirken: er verhindert den Eintritt des differenten Wassergehaltes. Es liegt aber kein Grund vor zu zweifeln, dass der Zelle die Disposition für jene Erscheinung auch im unverletzten Organe, wenn dieselbe noch nicht mit reinem Wasser in Berührung gebracht worden ist, zukommt. Da nun die Imbibition von Wasser in Richtung der Fläche der Zellhaut ein dem Flächenwachsthume derselben völlig analoger Vorgang ist, sich von dem letzteren nur durch die Substanz, welche der Zellhaut eingelagert wird, unterscheidet, so ist zu vermuthen, dass ein der Länge nach aufgespaltenes Wurzelende ähnliche Krümmungen seiner Längshälften zeigen wird, wenn es ohne mit Wasser in Berührung zu kommen, fortzuwachsen im Stande ist. Der Versuch bestätigt dies vollständig. Werden Erbsenkeimpflänzchen, deren Wurzeln am wachsthumsfähigen Ende in zwei Hälften aufgespalten worden sind, im vor Verdunstung geschützten dunkeln Raume so aufgestellt, dass die Wurzeln senkrecht abwärts gerichtet sind, so nehmen die Längshälften, während sie bemerklich länger werden, ganz ähnliche Krümmungen an, wie sonst im Wasser. Zuckerlösung hebt dieselben nicht wieder auf. Ist der Schnitt genau durch die Mitte der Wurzeln gegangen, so nehmen in der Regel beide Hälften gleiche Krümmungen an (Fig. 1). War der Schnitt nicht genau durch die Mittellinie geführt worden, so bleibt die schwächere Hälfte, welche nur aus der Rindelage besteht, in gerader Richtung, indem sie an Länge nicht oder nur wenig zunimmt (Fig. 2). Diese Erscheinung giebt jedenfalls eine sehr beachtenswerthe Andeutung darüber, aus welcher nächsten Quelle die Rinde das Material für ihr Wachsthum schöpft.

III. Die Abwärtskrümmung der Wurzelspitzen ist keine Gravitationserscheinung der Masse des sich herabkrümmenden Theiles.

Dass die Krümmung der Wurzelspitzen gegen den Erdmittelpunkt nicht unter dem Zuge des Gewichtes des sich beugenden Theiles erfolgt, wird dadurch bewiesen, dass die Wurzelspitzen Richtungen annehmen können, die denjenigen gerade entgegengesetzt sind, welche unter jener Voraussetzung durch das Verhältniss des specifischen Gewichtes der Wurzelspitze zu dem des umgebenden Mediums angezeigt sein würden.

Zunächst kann in Fällen, wo die Dichtigkeit des umgebenden Mediums kleiner als das der Wurzelspitze ist, die letztere aus einer Anfangs senkrecht abwärts gekehrten Stellung sich gerade aufrichten, sich vom Erdmittelpunkte hinwegkrümmen, ohne dass die Schwerkraft irgendwie von einer ihr entgegengesetzt wirkenden Kraft überwunden wird. Lässt man Samen von *Pisum sativum* an durchgesteckten Nadeln frei in feuchter Luft und unter Lichtabschluss[1]) keimen, so ist es eine nicht selten zu beobachtende Erscheinung, dass manche der senkrecht nach abwärts aus dem Samen hervorgetretenen Wurzeln an ihren Spitzen, genau an der nämlichen Stelle, wo sonst die Abwärtskrümmung aus der verticalen Stellung abgelenkter Wurzeln eintritt, sich aufwärts umkrümmen, oft bis das Ende der Wurzel senkrecht nach oben schaut; und erst bei weiterem Wachsthume tritt dann wieder die normale Krümmung gegen den Erdmittelpunkt ein, so dass auf diese Weise eine wirkliche Schlinge gebildet wird. Es würde diese Erscheinung nicht eintreten können, wenn die äusserste Spitze der Wurzel durch ihr Gewicht die rückwärts liegenden Theile, welche die Krümmung erfahren, beeinflusste. Was die Ursache dieser vorübergehenden Ab-

1) Zwar ist die Richtung der Wurzel vom Lichte meist unabhängig, wie WIGAND (l. c. p. 141—142) gezeigt hat. Um jedoch jeden etwa noch denkbaren Einwand in dieser Beziehung auszuschliessen, wurden alle folgenden Versuche im dunkeln Raume angestellt.

weichung von dem allgemeinen Richtungsgesetze der Wurzel ist, soll unten erörtert werden.

Dass die Wurzelspitze in einem Medium von grösserem specifischen Gewichte als ihr eignes, nicht senkrecht aufwärts, sondern in der entgegengesetzten Richtung fortwächst, haben die Experimente älterer Physiologen, welche Wurzeln fixirter Keimpflänzchen bis zu beträchtlicher Tiefe in Quecksilber senkrecht eindringen sahen, längst bewiesen. Es hatten nämlich zuerst PINOT[1]), MULDER[2]) und PAYEN[3]) die Beobachtung mitgetheilt, dass Samen, welche auf einer Quecksilberoberfläche frei in dünner Wasserschicht liegend keimen, ihre Würzelchen bis zu beträchtlicher Tiefe in das Quecksilber eindringen lassen, und PAYEN kam zu dem Schlusse, dass jede Pflanze eine gewisse eindringende Kraft ihrer Wurzeln besitzt, welche nicht von der Schwere, der Dicke, und der Steifigkeit derselben herrühre. DURAND[4]) zeigte jedoch, wie diese den Gesetzen der Statik scheinbar widersprechende Erscheinung nur dann stattfindet, wenn die Samen oberhalb des Quecksilberspiegels befestigt sind, was bei den obigen Versuchen dadurch geschehe, dass sich über die Flüssigkeit und über die Samen eine weissliche Haut ablagert, welche aus einer Verbindung der aus dem Samen ausgezogenen löslichen organischen Stoffe mit Quecksilber besteht. Diese Thatsache wurde dann von DUTROCHET bestätigt. Allein die Pariser Academie dachte nicht daran, dass das Eindringen der Wurzeln fixirter Keimpflanzen in Quecksilber einen kräftigen Einwand gegen die KNIGHT'sche Erklärung des Abwärtswachsens der Wurzeln darbietet. Auch HOFMEISTER nimmt daran keinen Anstoss; er hält es für eine selbstverständliche Erscheinung[5]). Die Längsstreckung der hypokotylen Achse der Keimpflanze sei es, welche ein Hereindrücken der Wurzel in das Quecksilber verursache[6]). HOFMEISTER sucht die für seine Anschauungsweise

1) Ann. d. sc. nat. T. XVII. (1829) p. 94.

2) Bydragen tot de natuurkundige Wetenschappen etc. Vol. IV. 1829. p. 428. Auszug in Ann. d. sc. nat. T. XXI. (1829) p. 129.

3) Comptes rendus XVIII. (1844). p. 933.

4) Comptes rendus XX. (1845). p. 1261.

5) Pringsh. Jahrb. III. p. 105. Anmerkg.

6) Pflanzenzelle. p. 283. Anmerkg.

sehr unbequemen Quecksilberexperimente dadurch unschädlich zu machen, dass er die Frage, um die es sich handelt, verlässt und mit einer anderen vertauscht. Ob die Wurzel durch Verlängerung der hypokotylen Achse in das Quecksilber hineingedrückt wird oder nicht, ist ebenso gleichgültig wie die Frage, ob die in Luft verkehrt aufgestellte Wurzel durch Dehnung des hypokotylen Stengeltheiles etwas erhoben wird oder nicht. Wir haben es nur mit der Spitze der Wurzel zu thun; und es gehört wenig Ueberlegung dazu, um sich klar zu machen, dass, wenn bei einer in Luft in verkehrter Stellung befindlichen Wurzel die Abwärtskrümmung der Spitze eine Folge der Differenz des specifischen Gewichtes derselben und desjenigen des umgebenden Mediums ist, dieselbe Bewegung der Spitze nach aufwärts eintreten muss, wenn die Wurzel senkrecht nach unten gerichtet in dem specifisch schwereren Quecksilber sich befindet. Allein kein Forscher hat auch eine solche Erscheinung beobachtet, immer wuchs die Wurzel in gerader Richtung senkrecht bis zu beträchtlicher Tiefe in das Quecksilber hinein. Es dürfte daher fast überflüssig sein, meine eigenen Experimente anzuführen, bei denen Wurzeln von Erbsenkeimpflänzchen, welche mittelst durchgesteckter Nadeln an Korkpfropfen oberhalb einer Quecksilberfläche in senkrecht abwärts gerichteter Stellung fixirt waren und theils erst auf ihrem Wachsthume das Quecksilber erreichten, theils schon von Anfang an eine Strecke weit in dasselbe eingetaucht waren, bis zu Zolltiefe in das Metall abwärts wuchsen, ohne je dabei ihre Spitze aus der eingeschlagenen Richtung abzulenken.

Es ist jedoch ein Versuch von Hofmeister angegeben worden, welcher wirklich das Aufwärtswachsen der Wurzeln im Quecksilber zur Anschauung bringen soll. Keimpflänzchen von Erbsen und Wicken wurden oberhalb eines Quecksilbergefässes so befestigt, dass die Wurzeln in Winkeln von etwa 45° nach unten gerichtet waren und 1—5 mm. tief in das Quecksilber eintauchten: die Wurzeln sollen sich, so weit sie nicht abstarben, im Quecksilber aufwärts gekrümmt haben und seien endlich aus dessen Oberfläche wieder hervorgewachsen[1]. Ich

[1]) Neuerdings wird den Wiederholern dieses Versuches der Rath ertheilt, die Befestigung der Keimpflänzchen unterhalb des Wurzelhalses vorzunehmen, da sonst

habe dieses Experiment in der von Hofmeister angegebenen Form wiederholt: die Keimpflanzen wurden oberhalb des Quecksilbers an den Cotyledonen mittelst durchgesteckter Nadeln an Korkpfropfen fixirt, die geraden Wurzeln waren etwa im Winkel von 45⁰ mit der Horizontale nach abwärts gerichtet und tauchten bis mehrere Linien hinter der Spitze in das Quecksilber. Der Erfolg war in allen Fällen der, dass die Wurzeln nach 10—12 Stunden ganz aus dem Quecksilber emporgetaucht waren und auf dessen Oberfläche horizontal auflagen. Das Emportauchen erfolgte stets von den älteren Theilen gegen die Spitze zu fortschreitend; die letztere erschien zuletzt auf der Oberfläche. Es liegt auf der Hand, dass diese Erscheinung weit entfernt ist für eine Krümmung der durch die Schwerkraft beugungsfähigen Wurzelspitze in Folge der geringeren specifischen Schwere derselben gegen das Quecksilber betrachtet werden zu können. Zunächst werden diese Bewegungen nicht von der beugungsfähigen Spitze allein, sondern von der Wurzel in ihrer ganzen Länge ausgeführt. Taucht man nämlich eine Wurzel in einem Winkel von 45⁰ gegen den Horizont mit ihrem unteren Theile in Quecksilber, so behält sie nicht ihre bisherige Richtung, sondern wird durch die aufwärts drückende Kraft des schwereren Quecksilbers der Horizontale mehr genähert, ohne dass sie bereits aus dem Quecksilber hervorzutauchen braucht: sie wird sich in eine solche Richtung einstellen, bei welcher die hebende Kraft des Quecksilbers der Steifigkeit der Wurzel das Gleichgewicht hält. Es existirt also in der Wurzel noch das Streben in die frühere Lage zurückzukehren. Allein dasselbe wird immer geringer, je länger die Wurzel in der abgelenkten Richtung verbleibt, weil sie ihr inneres Gefüge ihrer neuen Lage accomodirt, derart, dass sie nach Wegnahme der ablenkenden Einwirkung nicht vollständig wieder in die ursprüngliche Richtung zurückgehen würde. Es ist eine alltägliche Erscheinung, dass Pflanzen-

---

durch das Längswachsthum des letzteren das den älteren Angaben vom Eindringen wachsender Wurzeln in Quecksilber zu Grunde liegende Hereindrücken der Wurzeln in das Quecksilber bewirkt werde (Pflanzenzelle pag. 283 Anmerkg.). Nur fällt es auf, dass bei dem Originalversuche (Pringsh. Jahrb. III. p. 106) die Fixation der Keimpflanzen an den Cotyledonen geschehen war! —

theile, welche eine Zeitlang gewaltsam aus ihrer ursprünglichen Richtung abgelenkt bleiben, die neue Lage beibehalten oder wenigstens nicht vollständig in die ursprüngliche zurückkehren, wenn die ablenkende Wirkung aufgehoben wird. Wenn nun aber das der aufwärts drückenden Kraft des Quecksilbers entgegenwirkende Streben der Wurzel in die anfängliche Richtung zurückzukehren kleiner wird, so wird das Gleichgewicht zwischen beiden Kräften aufgehoben: es muss jene diese überwiegen, die Wurzel wird etwas weiter emporgehoben bis abermals Gleichgewicht hergestellt ist, und so wiederholt sich dies, bis die Wurzel auf dem Spiegel des Quecksilbers wiedererscheint. Dabei übt sie Anfangs noch einen Druck gegen das Quecksilber aus, sie geht wieder etwas aus der Horizontale zurück, wenn unter ihr das Quecksilber weggenommen wird; nach einiger Zeit aber hat sie sich auch dieser Richtung accommodirt und bleibt in der Horizontale stehen, wenn das Metall entfernt wird. Diese continuirliche Richtungsänderung unter dem Einflusse einer sich gleichbleibenden Kraft lässt sich in noch anschaulicherer Weise folgendermassen darthun. Ich befestigte an einem senkrecht stehenden Brettchen eine Erbsenkeimpflanze mittelst durch die Cotyledonen gebohrter Nadeln, so dass die gerade etwa 1½″ lange Wurzel in einem Winkel von 16° unter der Horizontale stand. An der Spitze der Wurzel wurde nun mittelst eines Fadens eine kleine Belastung in Gestalt eines Metallstückchens angeknüpft, durch deren Wirkung die Wurzel noch um einen Winkel von 27° herabgezogen wurde. In dieser Richtung (43° unter der Horizontale) blieb die Wurzel zunächst unverändert stehen; sie befand sich im mit Wasserdunst gesättigten Raume, so dass ein Welken verhindert war. Nach 20 Stunden war sie um einen Winkel von 57° von der ursprünglichen Richtung im unbelasteten Zustande abwärts gesunken, hatte sich also während der angegebenen Dauer der gleichbleibenden Belastung um einen Winkel von 30° weiter bewegt. Als jetzt die Belastung entfernt wurde, näherte sie sich der Horizontale wieder, jedoch nur um einen Winkel von 19°. Es ist leicht diesen Vorgang auf das Hofmeister'sche Experiment mit Quecksilber zu übertragen.

Wohl aber lässt sich auf andere Weise die Frage beantworten, ob

die Wurzelspitze im Quecksilber eine Abwärtskrümmung auszuführen im Stande ist. Ich befestigte auf dem Boden eines Glasgefässes Korkstücke, füllte das Gefäss soweit mit Quecksilber, dass die Oberfläche desselben bis an oder über das obere Ende der Korkstücke reichte, und steckte an den letzteren mittelst durch die Cotyledonen gebohrter Nadeln Keimpflänzchen von *Pisum sativum* mit eben aus dem Samen hervortretenden Würzelchen derart auf, dass die letzteren in horizontaler Richtung der Quecksilberoberfläche (auf welcher eine dünne Wasserschicht stand) dicht auflagen. Die Vorrichtung befand sich im dunkeln Raume. Nach wenigen Stunden hatten sich die austreibenden Wurzelspitzen aus der horizontalen Richtung abwärts in das Quecksilber gewendet und wuchsen nun in dasselbe hinein. — Auch wenn die Wurzeln bereits grössere Längen erreicht haben, beobachtet man dieselbe Erscheinung. Zwei Erbsenkeimpflänzchen mit in Erde erwachsenen geraden Wurzeln von 2,6‴ und 6,5‴ Länge wurden demselben Experimente unterworfen, die Wurzeln lagen ihrer ganzen Länge nach der Quecksilberoberfläche unmittelbar auf. Nach $2^1/_2$ Stunden waren die Spitzen beider Wurzeln abwärts gekrümmt und in das Quecksilber eingetaucht, die älteren Theile lagen noch wie Anfangs der Quecksilberoberfläche dicht auf. Der Versuch dauerte fort, bis die Wurzeln von dem Krümmungspunkte an 1″ tief in das Quecksilber hineingewachsen waren. Es erhellt, dass die wachsende Wurzelspitze diese Bewegung nicht ausführen könnte, wenn ihre Krümmung nach statischen Gesetzen erfolgte. — Aber auch wenn diese Versuche längere Zeit andauern, sieht man oft die Wurzeln ihrer ganzen Länge nach auf die Oberfläche des Quecksilbers emporgehoben werden, eine Erscheinung, die sich aus dem Vorhergehenden leicht erklärt.

Ein Verhalten, welches mit den eben besprochenen Erscheinungen nicht im Einklange steht und als ein anscheinend überzeugendes Beweismittel für die Hofmeister'sche Ansicht aufgeführt werden könnte, zeigen die Wurzeln der wasserbewohnenden *Iussiaea*arten. Einige Individuen einer nicht näher bestimmten strauchförmigen Species des Leipziger Gartens, welche während des Sommers mit den Töpfen etwa 1′ unter der Wasseroberfläche sich befinden, erzeugen unter diesen

Umständen alljährlich an den unter Wasser befindlichen und zwar vorzüglich an den in den Töpfen eingeschlossenen Stengeltheilen eine reichliche Menge jener sogenannten Schwimmwurzeln, welche neuerdings mehrfach besprochen worden sind[1]. Der reichliche Gehalt der im Rindeparenchym gebildeten eigenthümlichen Intercellularräume an Luft bewirkt, dass die Wurzeln specifisch leichter als Wasser und daher gleich langen schlaffen Fäden genau senkrecht in demselben aufgerichtet sind. Dabei halten nun auch die Wurzelspitzen dieselbe Richtung ein, und in der That sind auch sie specifisch leichter als das Wasser: jeder abgeschnittene Theil derselben steigt sofort auf die Oberfläche. Dass jedoch in diesem Falle das Unterbleiben der Abwärtskrümmung der Spitze der verkehrt stehenden Wurzel nicht seinen Grund in dem geringeren specifischen Gewichte dieses Organes im Verhältniss zu dem des umgebenden Mediums haben kann, wurde folgendermassen bewiesen. Die Pflanze wurde aus dem Wasser gehoben: die älteren längeren Wurzeln fielen natürlich in Folge ihrer Schlaffheit über den Topf herunter, um alsbald abzusterben; die jüngeren etwa bis zolllangen Wurzeln blieben dagegen aufrecht stehen und vermochten auch in der feuchten Atmosphäre ihrer Umgebung sich am Leben zu erhalten; andere solcher Wurzeln wurden auch abgeschnitten und in mit Wasserdunst gesättigter Luft in Glasgefässen aufrecht stehend eingeschlossen. Der Erfolg war immer derselbe: die Wurzelspitzen blieben während einer mehrtägigen Versuchsdauer in der ursprünglichen aufrechten Stellung, nicht eine einzige zeigte auch nur die geringste Spur einer Abwärtskrümmung, obgleich sie specifisch schwerer waren als die umgebende Luft.

Normal gebaute Wurzeln sind, auch an den krümmungsfähigen Spitzen, specifisch schwerer als Wasser; solche Wurzeln der *Iussiaea* zeigen auch unter Wasser mehr oder weniger entschieden die Krümmung der Spitzen gegen den Erdmittelpunkt hin, wenn sie aus der Abwärtsrichtung abgelenkt worden sind; und ebenso verhalten sich die

---

1) Ch. Martins, sur les racines aërifères des especes aquatiques du genre Iussiaea. Bullet. de la soc. bot. de France 1866. T. XIII. p. 169—182.

normal gebauten Wurzeln jeder anderen Pflanze, dafern ihnen überhaupt die Fähigkeit einer solchen Bewegung zukommt. Es fragt sich, ob an dieser Erscheinung etwas geändert wird, wenn man die Wurzelspitzen künstlich specifisch leichter als Wasser macht, sie künstlich in den physikalischen Zustand der Schwimmwurzeln von *Iussiaea* versetzt.

Dies lässt sich leicht erreichen, wenn man an den Wurzeln Watte befestigt, weil die in derselben enthaltene Luft auch unter Wasser sehr lange Zeit darin eingeschlossen bleibt. Um den Angriffspunkt der nach aufwärts treibenden Kraft genau reguliren zu können, formte ich Wattballons von Erbsengrösse und befestigte das untere Ende derselben durch Umschlingen der Baumwollenfäden und unter Anwendung eines Minimums rasch trocknenden Lackes an der äussersten Spitze der Wurzeln derart, dass die Befestigungsstelle noch etwa 1‴ oberhalb des Punktes lag, an welchem die Abwärtskrümmung einzutreten pflegt. Wurden so hergerichtete Wurzeln in derjenigen Entfernung vom Wurzelende, in welcher die Umkrümmung in der Regel eintritt, unter Wasser durchschnitten, so wurden die abgetrennten Enden durch jene Vorrichtung rasch auf die Oberfläche des Wassers emporgehoben. Es wurden nun 5 Stück in Erde gekeimter Erbsenpflänzchen mit 2—3 Zoll langen Wurzeln ins Wasser gesetzt, die Cotyledonen oberhalb der Wasserfläche fixirt. Die unteren Hälften der Wurzeln wurden halbkreisförmig umgebogen, so dass der unterste Theil in einer Länge von etwa $^1/_2$″ aufwärts gerichtet war, und diese Beugung durch eine Verbindung der beiden Bogenschenkel mittelst eines angeknüpften Seidenfadens dauernd gemacht. Bei 3 Stück der Versuchspflanzen wurden die Wurzelspitzen mit den eben beschriebenen Wattballons so versehen, dass die letzteren völlig unter Wasser getaucht blieben, an den beiden übrigen blieb diese Bekleidung weg. Das Gefäss wurde durch einen übergestürzten Pappschirm vor dem Lichte geschützt. Nach 5 Stunden zeigte eine der mit Ballon versehenen und eine der frei gelassenen Wurzelspitzen den Anfang einer Umkrümmung; die übrigen standen noch senkrecht. Nach weiteren 12 Stunden hatten sich die beiden genannten Wurzelenden vollständig umgebogen, so dass die

Spitzen schräg nach unten gekehrt waren und das Wurzelende eine nahezu halbkreisförmige Krümmung beschrieb. An der mit Ballon versehenen Wurzel sass derselbe noch wie tags vorher unmittelbar vor der Spitze, er war also bei der Abwärtsbewegung mit herabgezogen worden. Es wurde jetzt die Wurzelspitze an der Stelle, wo die Krümmung erfolgt war, abgeschnitten: sie wurde sofort von dem daran befestigten Ballon rapid im Wasser in die Höhe gerissen; nach der Abtrennung des Ballons sank die Wurzelspitze zu Boden. — Die drei übrigen, theils freigelassenen, theils mit Ballon versehenen Wurzeln hatten noch keine Richtungsänderungen erlitten. Aber es zeigte sich auch (eine häufige Erscheinung beim Umsetzen von Keimpflänzchen aus Erde in Wasser), dass an ihnen keine Verlängerung eingetreten war, dafür erzeugten sich am Wurzelhalse zahlreiche rasch sich entwickelnde Nebenwurzeln, und schliesslich starben die Spitzen der Hauptwurzeln ab. Die nicht mit Ballon versehene Wurzel dieser Art starb nicht ab, sie hatte nur ihr Wachsthum für einige Zeit verloren, dasselbe fand sich nach etwa 2 Tagen wieder: die Wurzelspitze zeigte sehr merkliche Verlängerung, aber gleichzeitig trat nun auch eine vollständige Umkrümmung ein. Die Abwärtsbewegung einer am Ende mit Ballon versehenen aufrecht stehenden Wurzelspitze keimender Erbsenpflanzen im Wasser wurde hierauf wiederholt constatirt.

Dass eine Wurzelspitze, welche specifisch leichter als Wasser ist, in demselben entweder aufwärts fortwächst oder sich erdwärts umkrümmt, kann nach den vorstehenden Erfahrungen seinen Grund nur in der Organisation der Wurzel selbst haben.

Die Wiederholung endlich der oben beschriebenen Hofmeister'schen Experimente (I) und (I b) mit auf undurchdringlicher horizontaler Unterlage keimenden Samen, hat mir ein wesentlich anderes Resultat ergeben. Ich habe diese Versuche wiederholt zu verschiedenen Jahreszeiten und in so grosser Zahl angestellt, dass ich mich im Besitze der Kenntnisse aller der Erscheinungen dünke, welche die Wurzeln unter diesen Umständen darbieten können. Diese Erscheinungen sind verschiedener Art und zwar folgender. Befestigt man mittelst durchgesteckter Nadeln im Anfange der Keimung begriffene Erbsen auf einem

horizontal im dunkeln feuchten Raume stehenden Holzbrettchen derart, dass die austreibende Wurzel nach ihrem Hervortreten aus dem Samen beim Fortwachsen in gerader Richtung dicht auf der Unterlage fortgleiten müsste, so schiebt sie sich auch in dieser Richtung der Unterlage fest anliegend hervor, so lange bis der hinterste Theil derselben die Ausbildung angenommen hat, welche durch die Fähigkeit der Abwärtskrümmung ausgezeichnet ist. Dann ist es die am häufigsten zu beobachtende Erscheinung, dass die Abwärtskrümmung des Wurzelendes in der gewöhnlichen Weise eintritt: es stellt sich senkrecht oder schräg abwärts mit der Spitze der Unterlage fest aufgestemmt und hebt also mit der der Bewegung innewohnenden Kraft den hinteren Theil der Wurzel wegen der Biegsamkeit desselben in die Höhe. Experimentirt man mit weiter entwickelten Keimpflanzen, indem man sie so befestigt, dass die gerade gewachsene 1—2 Zoll lange Wurzel der Unterlage allenthalben dicht aufliegt, so ist der Erfolg wiederum in den meisten Fällen derselbe: es ist wieder das junge Ende der Wurzel, welches dieselben Erscheinungen zeigt. Hofmeister's Angabe[1]), dass länger gewachsene Wurzeln sich bei diesen Experimenten anders verhalten sollen, wie eben aus dem Samen austretende, beruht daher nicht auf Wahrheit.

Eine andere Deutung der Mechanik der bei diesen Experimenten eintretenden Bewegung der Wurzelspitze hat Hofmeister[2]) gegeben. Es soll nämlich an der horizontalstehenden Wurzel die für ältere Theile von Stengeln und Blattstielen charakteristische durch die Schwerkraft verursachte Aufwärtskrümmung eintreten, und erst wenn dadurch das junge Wurzelende von dem Holzbrettchen erhoben werden ist, das Herabsinken desselben ermöglicht werden.

Ich habe keimende Erbsen mit Wurzeln von verschiedenen Längen an senkrechten, im dunkeln feuchten Raume gehaltenen Brettchen, durch Nadeln unverrückbar so befestigt, dass die geraden Wurzeln horizontal oder nahe horizontal standen, und die anfängliche Richtung

1) Pringsh. Jahrb. III. p. 94, 95.
2) l. c. p. 95.

derselben auf dem Brette durch eine Linie genau nachgezeichnet. Soviel ich auch solcher Versuche angestellt habe, ist es mir in keinem Falle gelungen, die Wurzeln sich über diese Linie erheben zu sehen, die Abwärtskrümmung des Wurzelendes war die einzige Richtungsänderung; die dahinter liegenden älteren Theile der Wurzel behielten auf das Genaueste die projectirte Richtung; nur beträchtlich lange Wurzeln senkten sich in ihrer ganzen Länge in Folge ihrer Biegsamkeit nach Massgabe ihres Gewichtes etwas unter diese Linie. Wunder müsste es auch nehmen, dass so abenteuerliche Aufwärtsrichtungen, wie sie Hofmeister an 5—11 mm hinter der Spitze gelegenen Theilen der Keimwurzeln von Erbsen beobachtet haben will (in einem Falle 20—30°, in einem anderen 45—66° gegen die Horizontale; vergl. Pringsh. Jahrb. III. p. 90), früheren Beobachtern, die sich vielfach mit demselben Objecte beschäftigten, entgangen sein sollten. Allein dem sei, wie ihm wolle, so lange sich Hofmeister über diesen Punkt nicht nochmals ausgesprochen hat, mag angenommen werden, dass sich die Keimwurzeln von *Pisum sativum* unter Umständen in aussergewöhnlicher Weise verhalten. Bei meinen Versuchen war dies jedoch nicht der Fall, und da ich dieselben unter den nämlichen Umständen und zu gleicher Zeit wie die Keimversuche auf horizontaler undurchdringlicher Unterlage angestellt habe, so wird man auch auf die Pflanzen der letzteren Versuche den Mangel der Fähigkeit, ihre Wurzeln aufzurichten, übertragen müssen.

Ausserdem spricht auch noch ein anderer Umstand gegen Hofmeister's Deutung. Hofmeister berichtet nämlich, dass die Aufwärtskrümmung horizontal stehender Keimwurzeln (*Pisum sativum*, *Lepidium sativum*, *Vicia sativa*, *Zea Mays*) dem Eintritte der Abwärtsbewegung der Wurzelspitzen immer um 10—18 Stunden vorausgeht[1]). Unter diesen Umständen steht jener Deutung die ausnahmslose Erscheinung entgegen, dass bei der Umkrümmung einer auf undurchdringlicher horizontaler Unterlage wachsenden Wurzel die Spitze derselben vom ersten Eintritte der Bewegung an fest auf der Unterlage aufgestemmt ist. —

---

1) l. c. p. 89—90.

Jeder Zweifel an der Verwerflichkeit der Hofmeister'schen Deutung wird jedoch durch folgende Beobachtungen gehoben. Eine zweite bei diesen Versuchen fast ebenso häufig wiederkehrende Erscheinung besteht darin, dass die Wurzeln allerdings der festen Unterlage auch bei längerem Wachsthume allenthalben dicht angedrückt sich entwickeln, aber sie beschreiben jetzt und zwar immer nur an dem Theile, welcher sonst die Abwärtsbewegung erleidet, Krümmungen in der Horizontalebene, sei es nach und nach abwechselnd nach rechts und nach links, so dass die Wurzel Sförmige Biegungen annimmt, sei es nur nach der einen Seite, so dass sich die Wurzel schneckenförmig einrollt (Fig. 3). Macht man sich nun aber die beim Anfange des Versuches zenithwärts gekehrte Seite der Wurzel durch eine mittelst schwarzem Pigmente daselbst aufgetragene gerade Längslinie kenntlich, so liegt in allen Fällen, wo eine solche Bewegung eintritt, nach Vollendung derselben die schwarze Linie nicht mehr an der zenithwärts gekehrten Seite, sondern sie läuft über die Convexität des in der Horizontalebene gekrümmten Wurzelendes hinweg, zum Beweise, dass auch hier die Bewegung in dem Sinne, wie gewöhnlich, erfolgt ist, aber nicht die erforderliche Kraft entwickelte, um die Hebung des älteren Theiles zu Wege zu bringen, dass vielmehr die durch die Steifigkeit der Wurzel gegebene niederdrückende Kraft ein Ausgleiten des sich krümmenden Endes nach links oder nach rechts verursachte, was natürlich mit einer allmählichen Drehung der Wurzel um ihre Achse verbunden sein musste.

Ein dritter Erfolg dieser Versuche besteht endlich darin, dass die Wurzel gar keine Krümmung erleidet, sie wächst der festen Unterlage dicht angeschmiegt in gerader Richtung weiter. Das ist der bei weitem seltenste Fall. Dass aber auch hierbei die Wurzespitze nicht als passive Masse ihrer Unterlage aufliegt, erhellt aus ihrem Verhalten, wenn sie von derselben entfernt worden ist. Dann tritt oft schon nach wenigen Minuten, höchstens nach etwa einer halben Stunde, eine deutliche Bewegung der Spitze ein, und zwar immer in der Richtung, in welcher sie bei der bisherigen Stellung des Keimpflänzchens hätte erfolgen müssen. Diese Bewegung ist aber unabhängig von der Lage der Wurzel zur Horizontale. Steckt man den keimenden Samen mit der die Cotyle-

donen durchbohrenden Nadel, mit welcher er bis dahin auf dem wagerechten Brettchen befestigt war, auf die Unterseite des Korkes einer aufrecht stehenden, mit Wasserdunst gefüllten Glasbüchse, so richtet sich das Wurzelende in derselben kurzen Zeit nach oben — zum Beweise wiederum, dass es eine active eigenthümliche Kraft, die erst durch die Schwerkraft im Inneren des Pflanzentheiles ausgelöst worden ist, sein muss, welche mit unwiderstehlicher Gewalt zu jener Bewegung antreibt.

Endlich gehört an diese Stelle auch der JOHNSON'sche Versuch (s. oben p. 5). Ich habe denselben wesentlich nach JOHNSON's Vorschrift wiederholt; der drehbare Querbalken war durch ein unbewegliches horizontales Drahtstück ersetzt, auf dessen glatter Oberfläche der darüberlaufende Seidenfaden den geringsten Reibungswiderstand hatte. Es wurden Keimpflanzen von *Phaseolus nanus* verwendet; an der äussersten Spitze der Wurzel wurde der Seidenfaden in einem einfachen Knoten umschlungen und mittelst einer geringen Menge rasch trocknenden Lackes befestigt. An das andere freie Ende des Fadens wurde ein Grammstück gehängt. Zum Vergleiche wurde eine andere Bohnenkeimpflanze mit freier Wurzel daneben in gleicher Richtung aufgestellt. Die Vorrichtung befand sich im dunkeln, mit Wasserdunst gesättigten Raume. Nach 7 Stunden war das Ende der freien Wurzel unter merklicher Verlängerung völlig umgekrümmt, die mit dem Gewichte versehene dagegen in der ursprünglichen Richtung gerade fortgewachsen. Jetzt wurde das Grammstück mit einem Gewichte von 0,5 Gramm vertauscht. Nach abermals 7 Stunden war das Ende dieser Wurzel in einer Länge von 3,5‴ deutlich abwärts gebogen, hatte also das Gewicht in Bewegung gesetzt. Es wurde nun eine frische Keimpflanze dem Versuche unterworfen, der Faden mit 0,5 Gramm belastet; nach 6½ Stunde hatte sich das Ende der Wurzel in einer Länge von 2,3‴ fast halbkreisförmig umgekrümmt, die Befestigungsstelle des Fadens nahm noch die Spitze des nun abwärts gerichteten Theiles ein. Eine 3,5‴ lange Wurzelspitze von *Phaseolus nanus* wiegt im safthaltigen Zustande durchschnittlich 0,006 Gramm; diese Spitze hatte aber 0,5 Gramm in Bewegung gesetzt; es ist also auch hier für die HOF-

MEISTER'sche Ansicht kein Raum. Hiernach würde die Kraft, mit welcher die Wurzel ihre Spitze in Bewegung setzt, bei *Phaseolus nanus* zwischen 1 und 0,5 Gramm liegen.

IV. Die Abwärtskrümmung der Wurzelspitzen ist eine Wachsthumserscheinung.

Um zu einem Verständnisse der Mechanik der in Rede stehenden Bewegungen zu gelangen, wird man in erster Linie die Thatsache festzuhalten haben, dass diese Krümmungen nur innerhalb der im Wachsthume begriffenen Strecke des Wurzelendes stattfinden. Um sich von dem Zusammenfallen beider Stellen zu überzeugen, bringe man von der Spitze der Wurzel aus nach rückwärts eine Theilung mittelst in gleichen Entfernungen von einander stehender Querstriche an, welche sich bequem mit schwarzem Lack auftragen lassen. Die Wurzel der Erbsenkeimpflanze in Fig. 4 *A* ist in dieser Weise in Grade von 0,7''' Länge abgetheilt. Werden solche Pflänzchen mit den Wurzeln senkrecht abwärts gerichtet aufgestellt, so hat sich nach 10 bis 15 Stunden bei gewöhnlicher Temperatur das Bild der Theilung in der in Fig. 4 *B* dargestellten Weise geändert. Bei ebenso getheilten Wurzeln, welche in einem Winkel von 45° mit der Horizontale aufgerichtet worden sind, hat sich während derselben Zeit die Krümmung des Wurzelendes ausgebildet und die Theilgrade haben sich in der in Fig. 4 *C* abgebildeten Weise vergrössert. In beiden Fällen hat nur zwischen dem Wurzelende und der Marke *d* eine Verlängerung stattgefunden, und auch nur innerhalb dieser Strecke ist die Umkrümmung eingetreten. Folgende Zahlen drücken noch andere Beobachtungen dieser Verhältnisse an den Keimwurzeln von *Pisum sativum* aus. Die Wurzeln waren von der Spitze aus in 0,7''' lange Grade getheilt und 15 Stunden lang in einem Winkel von etwa 45° aufgerichtet worden. Die Zahlen drücken Pariser Linien aus.

Nr.	Grösse der Theilgrade von der Spitze rückwärts.	Länge des gekrümmten Endes.
1.	1,2 — 1,8 — 0,8 — 0,7	2,7
2.	2 — 3,3 — 1 — 0,7	4,3
3.	1,6 — 2,8 — 1,4 — 1,1 — 0,7	4,2
4.	1,4 — 1,6 — 0,7	3
5.	1 — 3 — 1,1 — 0,7	4
6.	1,1 — 2,2 — 1 — 0,9 — 0,7	5

Die Strecke, innerhalb welcher die Verlängerung der Keimwurzeln von *Pisum* stattfindet, beträgt hiernach 1,4 — 2,8‴, und innerhalb derselben findet auch allein die Umkrümmung während der Verlängerung statt. Gleiche Messungen an den Keimwurzeln von *Linum usitatissimum* zeigen, dass hier die nämliche Strecke nur ca. 1‴ lang ist.

Hofmeister [1]) hat ebensolche Messungen an Keimwurzeln von *Vicia sativa* und *Pisum sativum* angestellt, die erhaltenen Resultate sind den vorstehenden ganz analog. Um so mehr muss es Wunder nehmen, dass Hofmeister aus seinen Messungen den Schluss zieht, dass »an der Stelle der letzten und bedeutendsten Streckung der Zellhäute der jungen Wurzel diese der geocentrischen Krümmung nicht mehr fähig ist« [2]). Dass die Zellen, welche nur noch die letzte Verlängerung der longitudinalen Wände erfahren, in der Regel nicht mehr von der Schwerkraft beeinflusst werden, geht allerdings sowohl aus Hofmeister's wie aus meinen Messungen hervor; zugleich beweisen aber beide offenbar, dass gerade die Zellen, welche die stärkste Verlängerung erleiden, innerhalb der krümmungsfähigen Strecke gelegen sind. Damit steht es in vollem Einklange, dass man in der Regel an aus der normalen Richtung abgelenkten Wurzeln zunächst eine geringe Verlängerung eintreten sieht,

1) Pringsh. Jahrb. III. p. 96 - 97.
2) l. c. p. 98.

ohne dass bereits die Bewegung beginnt. Dies hat auch Hofmeister beobachtet[1], indem er eine horizontalstehende Wurzel während 5 Stunden sich um 2 mm verlängern sah, ohne dass dabei eine Krümmung eintrat. Ein arger Irrthum würde es jedoch sein, die andere daselbst mitgetheilte Beobachtung, wobei eine horizontalstehende Wurzel in 24 Stunden sich um 9 mm verlängerte, ohne eine Abwärtskrümmung der Spitze eintreten zu lassen, in gleicher Weise deuten zu wollen. Wurzeln von Erbsenkeimpflanzen, welche nach 24stündiger Ablenkung aus der normalen Stellung und nach derartigem Wachsthume noch keine Bewegung der Spitze vorgenommen haben, sind dieser Bewegung überhaupt unfähig; ihre wachsenden Zellen verhalten sich wie die der Nebenwurzeln: die Schwerkraft hat auf sie keinen oder nur einen schwachen Einfluss. So verhalten sich in der That bisweilen die Keimwürzeln von *Pisum sativum*, noch häufiger die von *Phaseolus multiflorus*.

Die vorstehenden Resultate sind aber noch kein Beweis dafür, dass jene Bewegung durch das Wachsthum der das Wurzelende zusammensetzenden Zellen hervorgebracht wird. Wohl aber lässt sich durch das Experiment dieser Nachweis mit Bestimmtheit führen. Wir wissen durch Sachs's[2] schöne Untersuchungen, dass das Wachsthum der Pflanzentheile (zunächst bei der Keimung) nur innerhalb einer unteren und oberen Temperaturgrenze möglich ist. Wenn daher jene Bewegung ein Act des Wachsthumes ist, so dürfen die Wurzeln, wenn man sie in diejenigen Verhältnisse bringt, unter denen sonst eine Krümmung der Wurzelspitze erdwärts stattfindet, diese Bewegung nicht zeigen, sobald sie sich dabei in einer Temperatur befinden, welche jenseits ihrer Temperaturgrenzen des Wachsthumes liegt. Da nach Sachs's Erfahrungen die untere Temperaturgrenze der Keimung für verschiedene Leguminosen um + 5° C liegt, so werden Temperaturen zwischen 0 und 5° C das Wachsthum derartiger Keimpflanzen verhindern, ohne dabei die Lebensfähigkeit derselben zu beeinträchtigen. Es wurden keimende Erbsen mit etwa zolllangen Wurzeln auf dem Boden eines Glasgefässes

---

1) l. c. p. 98.

2) Pringsh. Jahrb. II. p. 365. — Experimentalphysiologie p. 54.

an daselbst befestigten Korkstücken mittelst durch die Cotyledonen gebohrter Nadeln so aufgesteckt, dass die Wurzeln schräg aufwärts gerichtet waren. Das zur Verhütung der Verdunstung mit einer Glastafel bedeckte Gefäss wurde, durch einen übergestürzten Pappschirm vor dem Lichte geschützt, in eine Temperatur von 3,25 — 4° R gebracht. Im Verlaufe des 13½stündigen Versuches erhob sich das Thermometer während kurzer Zeit noch um einiges, ohne + 6° R zu überschreiten. Zum Vergleiche wurde ein zweiter solcher Versuch während derselben Zeit in einer Temperatur von 15—20° R angestellt.

3,25—6° R.				15—20° R.			
Versuchspflanzen.	Zeit.	Länge des markirten Wurzelendes.	Krümmung des Wurzelendes.	Versuchspflanzen.	Zeit.	Länge des markirten Wurzelendes.	Krümmung des Wurzelendes.
Nr. 1.	8½ h. a. m.	2,75‴	0°	Nr. 1.	8½ h. a. m.	2,75‴	0°
	4 h. p. m.	2,75‴	0°		4 h. p. m.	4,2‴	113°
	10 h. p. m.	2,75‴	0°		10 h. p. m.	5,5‴	118°
Nr. 2.	8½ h. a. m.	2,75‴	0°				
	4 h. p. m.	3,1‴	0°				
	10 h. p. m.	3,1‴	0°	Nr. 2.	8½ h. a. m.	2,75‴	0°
Nr. 3.	8½ h. a. m.	2,75‴	0°		4 h. p. m.	4‴	118°
	4 h. p. m.	3,1‴	0°		10 h. p. m.	5‴	180°
	10 h. p. m.	3,1‴	0°				
Nr. 4.	8½ h. a. m.	2,75‴	0°	Nr. 3.	8½ h. a. m.	2,75‴	0°
	4 h. p. m.	2,75‴	0°		4 h. p. m.	4‴	70°
	10 h. p. m.	2,75‴	0°		10 h. p. m.	5,4‴	180°

Die in niedriger Temperatur befindlichen Wurzeln hatten also 13½ Stunden in verkehrter Stellung zugebacht, ohne die geringste Spur einer Bewegung der Spitzen erkennen zu lassen, aber auch ohne ein irgend erhebliches Wachsthum erlitten zu haben, während die in günstiger Vegetationstemperatur gehaltenen schon nach 7½ Stunden unter Verlängerung deutliche Bewegungen, nach 13½ Stunden aber

unter beträchtlicher Verlängerung die vollständigste Umkrümmung ihrer Spitzen vorgenommen hatten.

Um nun zu zeigen, sowohl dass die in niedriger Temperatur gehaltenen Wurzeln durch diesen Versuch eine Beeinträchtigung ihrer Lebensfähigkeit nicht erlitten hatten, als auch dass dieselben der Fähigkeit, sich unter dem Einflusse der Schwerkraft zu krümmen, überhaupt nicht untheilhaftig waren, wurde die Vorrichtung mit diesen Pflanzen von 10 Uhr Abends bis zum nächsten Morgen 8 Uhr in einem vor Temperaturwechsel möglichst geschützten Raume aufgestellt, dessen Temperatur sich zwischen + 7 und + 9° R hielt. Nach diesen 10 Stunden ergab sich folgendes Resultat.

Versuchs-pflanzen.	Länge des markirten Wurzelendes.	Krümmung des Wurzelendes.
Nr. 1.	3,5‴	118°
Nr. 2.	4‴	152°
Nr. 3.	4,5‴	120°
Nr. 4.	4‴	70°

Diese Versuche geben jedoch noch keinen Aufschluss darüber, in welcher Weise nun das Wachsthum an der Mechanik jener Bewegungen betheiligt ist. Es liesse sich denken, dass in der Wurzelspitze ebenso gut wie in den jugendlichen Stengeltheilen gewisse Gewebe stärker als die übrigen in die Länge wachsen, und dass, analog wie es Sachs für die Stengel und Blattstiele annimmt, durch die Ablenkung der Wurzel aus der Verticale das Anfangs ringsum gleichmässig erfolgende Wachsthum eines dieser Gewebe in der einen Längshälfte Veränderungen der Intensität erfährt, dass es also auch hier in erster Linie Spannungsverhältnisse sind, deren Aenderung die Bewegung hervorruft, das Wachsthum aber erst in zweiter Instanz, insofern es die Ursache der Gewebespannungen ist, in Frage kommt. Dass eine solche Betrachtungsweise unstatthaft ist, lehrt zuvörderst die oben erwähnte Thatsache, dass, wenn man die des Längenwachsthums fähige Strecke

der Wurzel durch Längsschnitte in zwei Längshälften oder in sonst beliebige Theile zerlegt, die letzteren alsbald nach dem Aufspalten keinerlei Richtungsänderungen zeigen, dass also Gewebespannungen hier nicht obwalten. Dass auch an einen Zusammenhang mit dem ungleichen Imbibitionsvermögen der nach innen und aussen gekehrten Längswände der Wurzelzellen nicht zu denken ist, geht daraus hervor, dass auch Wurzeln, denen diese Eigenthümlichkeit abgeht (*Zea Mays*, *Alisma Plantago*), in deutlichster Weise nach abwärts wachsen.

Wenn man ferner von einer aus schräg aufgerichteter Stellung umgekrümmten Wurzelspitze allseitig die oberflächlichen Zellschichten, in welchen eine spannende Kraft vermuthet werden könnte, vorsichtig abschabt, so behält dieselbe ihre Krümmung unverändert bei. Halbirt man eine gekrümmte Wurzelspitze in der Längsrichtung durch einen senkrecht auf der Krümmungsebene geführten Schnitt, so ändert keine der beiden Hälften ihre Richtung, dafern die Operation bald nach Eintritt der Umkrümmung stattfindet; nach längerer Dauer könnte die in den älteren Theilen der Wurzel liegende Region, in welcher, wie oben gezeigt wurde, beim Aufspalten ein geringes Auseinanderklaffen der Längshälften eintritt, bis zu der gekrümmten Stelle vorgerückt sein. Zerlegt man endlich möglichst dünne, in der Richtung der Krümmungsebene durch die Mittellinie der Wurzel geführte Längsschnitte derart, dass der centrale Gefässbündelstrang von den beiden Rindelagen getrennt wird, so behält wiederum jeder dieser drei Theile die Krümmung des unverletzten Organes bei.

Hiernach muss angenommen werden, dass jeder einzelne Theil der Wurzel in derselben Weise wie alle übrigen bei seinem Wachsthume von der Schwerkraft beeinflusst wird. Denken wir uns einen sich verlängernden Cylinder, welcher, wenn er in horizontale oder schräge Stellung gebracht wird, die zenithwärts liegende Seite stärker verlängert als die dem Erdmittelpunkte zugekehrte, und folglich einen erdwärts geöffneten Bogen beschreiben muss, so haben wir die richtige Vorstellung dieser Vorgänge, wobei jener Cylinder ebensogut das ganze Wurzelende, wie jeden einzelnen Längsstreif desselben darstellen kann.

Die Richtigkeit dieser Vorstellung muss nun auch durch die anatomische Untersuchung der gekrümmten Wurzelspitze bewiesen werden. Auf jedem durch die Achse eines geraden Wurzelendes geführten Längsschnitte haben an jeder Stelle die Rindezellen der einen Seite gleiche Länge mit denen der anderen Seite. Die Rindezellen einer und derselben Seite sind nämlich nahezu gleich gross, nur die an das centrale Gefässbündel grenzenden sind etwas kürzer, die unter der Epidermis liegenden etwas länger. Daraus geht hervor, dass bei einem geraden Wurzelende alle in gleicher Höhe liegenden Rindezellen gleich lang sind, das Wachsthum der Wurzel also ringsum gleichmässig erfolgt. Vergleicht man dagegen die auf gleicher Höhe liegenden Zellen der beiden Rindestreifen auf einem durch die Krümmungsebene geführten Längsschnitte aus einem abwärts gekrümmten Wurzelende, so sind die Zellen der zenithwärts gelegenen convex gewordenen Rindehälfte stets durch grössere Längen von denen der erdwärts liegenden concaven Rindeschicht unterschieden, wie die nachstehenden Messungen zeigen. Sie wurden an der Stelle der stärksten Krümmung der vollständig abwärts geneigten Enden schräg aufrecht stehender Wurzeln von fünf Erbsenkeimpflänzchen angestellt. Die Zahlen sind Mittelwerthe aus je 10 bis 20 Messungen.

	I.	II.	III.	IV.	V.
Durchschnittliche Länge der Rindezellen der Oberseite.	0,018‴	0,020‴	0,017‴	0,018‴	0,023‴
Durchschnittliche Länge der Rindezellen der Unterseite.	0,009‴	0,013‴	0,009‴	0,010‴	0,018‴

Es könnte noch die Frage entstehen, ob bei diesem unsymmetrischen Längenwachsthume der Wurzelenden die Oberseite die normale Wachsthumsintensität einhält und die Unterseite hinter derselben zurückbleibt, oder ob die Unterseite mit der normalen Intensität weiter-

wächst, während die Oberseite ihr Wachsthum beschleunigt. Diese Frage ist jedoch nicht zu beantworten, weil man ja an dem gekrümmten Wurzelende nicht erfahren kann, wie es gewachsen sein würde, wenn es die gerade Richtung eingehalten hätte; und bei Vergleichungen gerader Wurzelenden von *Pisum sativum* kommt man bald zu der Ueberzeugung, dass die Längen der Rindezellen in gleichen Entfernungen von der Wurzelspitze bei verschiedenen Wurzeln verschieden sind. —

Wichtiger ist jedoch die Frage, wie wir nun diese Vorgänge auf die einzelne Zelle der Wurzel zu übertragen haben, da sie allein es ja nur sein kann, welche diese Erscheinungen veranlasst. Den Vorgang in seiner einfachsten Gestalt bieten uns diejenigen einzelligen Organe dar, auf welche die Schwerkraft den nämlichen Einfluss wie auf die vielzelligen ausübt. Mirbel[1]) zeigte zuerst, dass die einzelligen Wurzelhaare, welche sich auf der Unterseite der Brutknospen von *Marchantia polymorpha* nach deren Aussaat auf feuchte Unterlage entwickeln, aus aufrechter Stellung in einem Bogen nach abwärts wachsen, wenn die keimenden Knospen umgekehrt worden sind. Ferner machte Wigand[2]) darauf aufmerksam, dass die Wurzelhaare der Vorkeime der Equiseten und der Farne immer eine streng abwärts gehende Richtung einschlagen, gleichgültig welche Stellung die Prothalliumfläche einnimmt, an welcher sie entspringen. Auch Hofmeister[3]) wies auf die Abwärtsrichtung der aus den Amphigastrien der baumbewohnenden Frullanien und von *Radula complanata* entspringenden Wurzelhaare hin[4]). Ich finde in dieser Beziehung die Farnvorkeime sehr instructiv. Stehen dieselben horizontal, so gehen auch die Rhizinen von der Unterseite rechtwinklig nach unten; stehen sie nahezu vertical (bei einseitig einfallendem Lichte), so gehen die Wurzelhaare in einem spitzen Winkel

---

1) Mémoires de l'acad. roy. des sc. Paris 1835. T. XIII. p. 354. Pl. V. Fig. 41.

2) l. c. p. 136.

3) Pflanzenzelle, p. 284.

4) Wenn dagegen die Wurzelhaare der Charen und Nitellen nach Hofmeister's Angabe nur dafern sie beträchtliche Länge erreichen, im Wasser sich senkrecht abwärts senken, bis dahin vielmehr ihre Anlegungsrichtung beibehalten, so ist dies eine rein physikalische Erscheinung, welche auf der Biegsamkeit des langen Wurzelhaares beruht.

mit dem Vorkeime nach abwärts. Sie nehmen dann diese Richtung entweder schon unmittelbar bei ihrem Hervortreten aus dem Prothallium oder erst in geringer Entfernung von ihrer Basis an und beschreiben dann oft einen rechtwinkligen Bogen. Es gelingt nicht diese Krümmungen mechanisch wieder auszugleichen, was doch möglich sein müsste, wenn sie lediglich die Folge der Gravitation der »breiartig weichen« Zellhaut wären, sie machen keinen anderen Eindruck als jedes andere gekrümmte Pflanzenhaar, und wie bei diesen Niemand an etwas anderes glaubt als an eine Differenz der Wachsthumsintensitäten der beiden gegenüberliegenden Zellhautflächen, so wird man auch in jenem Falle an nichts anderes zu denken berechtigt sein. Wir haben also in der That in diesen Wurzelhaaren das anatomisch einfachste Organ vor uns, welches unter dem Einflusse der Schwerkraft sich ebenso abwärts krümmt wie eine vielzellige Wurzel. Die Mechanik dieser Bewegung besteht also darin, dass in den Längsmembranen der Zelle eine von der zenithwärts liegenden Kante gegen die erdwärts gekehrte fortschreitende Abnahme der Intensität des longitudinalen Flächenwachsthumes erzeugt wird.

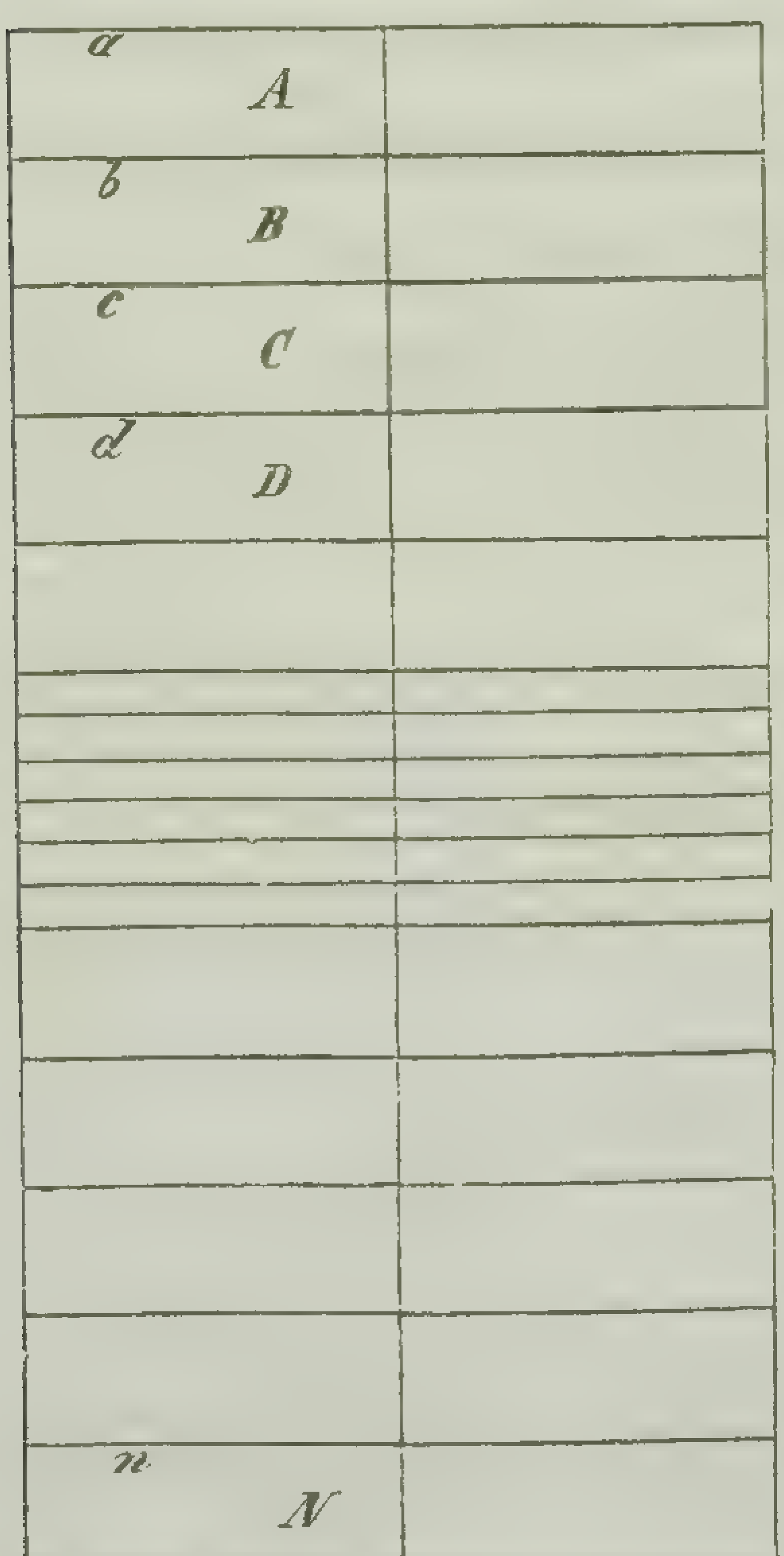


Fig. 1.

Dass wir nun denselben Vorgang auch auf jede einzelne Zelle der vielzelligen Wurzel zu übertragen und nur hierin die Ursache auch dieser Bewegung zu suchen haben, ergiebt sich aus folgenden Betrachtungen. Wenn beistehende Figur ein kurzes Stück eines Längsschnittes durch das noch nicht gekrümmte Ende einer horizontal stehenden Wurzel darstellt, so sind alle Zellen *A*, *B*, *C*, *D*, ... *N* gleichlang. Nach eingetretener Krümmung zeigt nun aber die Beobachtung, wie wir oben gesehen haben, dass Zelle $A > $ Zelle *N*, oder, was dasselbe ist, Zellwand $a >$ Zellwand *n* ist. Würde nun hierbei nicht die zenithwärts gekehrte Wand jeder einzelnen Zelle länger als die

erdwärts gekehrte, würde also nicht $a > b$, $b > c$, so müsste auch $a = c$ bleiben, weil die beiden zu Zelle A und Zelle B gehörigen Lamellen von b fest mit einander verwachsen sind und sich daher auch nur in gleichem Maasse verlängern können. Ebenso müsste $a = d$ bleiben, weil $c = d$, u. s. f.; also $a = b = c = d = \ldots . n$. Das ist aber gegen die Beobachtung, folglich kann nicht $a = b$ bleiben. Wir sehen also, wie sich die grössere Länge der Zellen in der oberen Hälfte erdwärts umgekrümmter Wurzelenden nur durch die Annahme erklären lässt, dass jede einzelne an der Zusammensetzung der Wurzel betheiligte Zelle bei ihrer Ablenkung aus der Verticale die zenithwärts liegende Längswand stärker als die erdwärts gekehrte verlängert. Dass dieses Verhältniss beider Längswände jeder Zelle der unmittelbaren Beobachtung nicht zugänglich ist, wird erklärlich, wenn man bedenkt, dass hier die einzelne Zelle nur einen unendlich kleinen Theil des Bogens des gekrümmten Wurzeltheiles einnimmt.

Es fragt sich noch, ob die stärkere Verlängerung der zenithwärts liegenden Zellwand auf einer gesteigerten Imbibition von Wasser oder einer erhöhten Einlagerung fester Zellhautmolecüle beruht. Eine einseitig gesteigerte Wassereinlagerung kann eine Krümmung sehr wohl hervorbringen. Wenn man eine gerade Wurzel, welche durch Liegen an der Luft etwas welk geworden ist, einseitig mit Wasser benetzt, so tritt eine Krümmung ein, deren Convexität von der benetzten Seite gebildet wird. Dass jedoch bei der durch die Schwerkraft bewirkten Bewegung dieser Vorgang nicht stattfindet, wird dadurch bewiesen, dass die Krümmungen an der unverletzten Wurzel wie an einzelnen Längslamellen derselben weder beim Welken noch beim Liegen in Glycerin, concentrirter Zuckerlösung, Alkohol u. dergl. ausgeglichen werden. Der Vorgang beruht also auf einer Einlagerung fester Zellstoffmolecüle.

Jetzt wird es auch erklärlich, warum die aufrecht stehenden Enden der *Iussiaea*schwimmwurzeln der Fähigkeit sich abwärtszukrümmen untheilhaftig sind, und zwar einfach aus dem anatomischen Baue derselben (vergl. die zweite Abhandlung). Wenn wir auf das Wurzelparenchym die eben gefundenen Wachsthumsvorgänge übertragen, so wird zwar jede Zelle des Rindegewebes die eine Längswand stärker

als die andere verlängern können, allein da hier die Zellen nicht mit ihren Längswänden allseitig unter sich verwachsen sind, sondern an den radialen Zellarmen befestigt frei in der Intercellularluft stehen, so würde ein solcher Wachsthumsvorgang nur dahin wirken, dass jede Zelle nach Massgabe der Wachsthumsdifferenz der beiden gegenüberliegenden Längswände eine geringe Krümmung erlitte, woran sie, rings von Intercellularluft umgeben, durch nichts gehindert sein würde; für die Wurzel als Ganzes aber würden diese Bewegungen verloren gehen. Ob diesen Zellen wirklich auch die Eigenthümlichkeit, ihr Längenwachsthum unter dem Einflusse der Schwerkraft zu reguliren, zukommt, stehe dahin.

An dieser Stelle mögen noch einige andere auf Wachsthumsvorgängen beruhende Erscheinungen an Wurzeln Erwähnung finden. Abweichungen von der normalen Richtung, wie sie bisweilen bei *Pisum sativum* an der aus dem keimenden Samen tretenden Radicula zu beobachten sind (siehe oben p. 21), beruhen ebenfalls, wie Vergleichungen der Zellenlängen beider Seiten beweisen, auf einem einseitig stärkeren Längenwachsthume der Wurzel, welches von einer einseitig gesteigerten Ernährung derselben herrührt, deren Grund nicht näher bekannt ist. Je nachdem dieser abnorme Zustand kürzere oder längere Zeit andauert, beschreibt die Wurzel entweder nur eine bogenförmige Erhebung oder eine wirkliche Schlinge. — Dass Wurzelspitzen, welche auf ihrem Wachsthume nach abwärts auf unebene undurchdringliche Körper stossen, sich oft zwischen deren Ritze etc. gleichsam einsenken, benutzte Hofmeister zur Veranschaulichung der breiartigen, dem directen Einflusse der Schwerkraft gehorchenden Natur der Wurzelspitze, eine Ansicht, der man entgegenhalten kann, dass ja auch aufwärtswachsende Organe bei ihrem Wachsthume sich eindringend und einhüllend gegen die umgebenden Gegenstände (Baumrinde, Kiefernadeln etc.) verhalten, wofür viele Pilze und Flechten alltägliche Beispiele liefern. — Endlich soll nach Hofmeister[1]) bei in raschen Rotationen befindlichen Keimpflanzen von *Zea Mays* das wachsende

1) Pflanzenzelle p. 283.

Ende der Wurzeln eine Einschnürung erhalten, weil die breiartige Wurzelspitze von der Centrifugalkraft beeinflusst werde. Wenn ein KNIGHT bei den rohen anatomischen Vorstellungen seiner Zeit einen solchen Ausspruch gethan hätte, so würde Niemand daran Anstoss nehmen; bei den anatomischen Kenntnissen unserer Tage kann man aber jenen Ausspruch nur verstehen, wenn man sich vorstellt, dass die Zellen der Epidermis, der Rinde, der Gefässbündelanlage im Innern der »starren Wurzelmütze« gleich Erbsen in einem Sacke lustig durcheinander geschüttelt werden. Locale Einschnürungen sowohl wie Anschwellungen sind auch ohne Anwendung von Rotation nicht selten zu beobachtende Erscheinungen (letztere häufig an der Stelle von Richtungsveränderungen eintretend); sie beruhen selbstverständlich auf nichts als einem verschiedenen Grade peripherischen Wachsthums. —

Wir haben oben gesehen, dass jede im Längenwachsthume begriffene Wurzelzelle das Bestreben zeigt, in die gegen die Peripherie gekehrten Wände mehr Substanz in Richtung der Fläche einzulagern als in den der Achse zugekehrten, und dass dieses Bestreben zum sichtbaren Ausdrucke kommt, wenn die längsgespaltene Wurzel je nach den Verhältnissen, in denen sie sich befindet, Wassermolecüle oder feste Zellstoffmolecüle in die peripherisch gelegenen Längswände ihrer Zellen in stärkerem Grade einlagert, wodurch eine Krümmung der Längshälften nach einwärts erfolgt. Wenn wir nun jetzt gefunden haben, dass bei der Bewegung des Wurzelendes erdwärts die Schwerkraft diese nämlichen Zellen hinsichtlich des Längenwachsthumes beeinflusst, so folgt mit Nothwendigkeit, dass Wurzeln, welche aus der normalen Richtung dauernd abgelenkt worden sind, wenn sie der Länge nach aufgespalten in's Wasser gelegt werden, veränderte Erscheinungen zeigen müssen, und zwar noch ehe eine wahrnehmbare Bewegung an ihnen eingetreten ist. Der Erfolg des Experimentes entspricht dieser Forderung vollständig. Werden Erbsenkeimpflänzchen mit geraden Wurzeln in einem Winkel von 45° mit dem Horizonte schräg aufwärts gerichtet im dunkeln Raume aufgestellt, in dieser Stellung etwa 2—4 Stunden belassen, und wenn die Abwärtskrümmung der Spitzen noch nicht eingetreten oder nur schwach angedeutet ist (Fig 5. *A*), in eine

obere und untere Hälfte aufgespalten, so krümmt sich, in Wasser gebracht, nach einiger Zeit die dem Zenith zugekehrt gewesene Längshälfte in einem Bogen von oft 90° und darüber derart, dass die Schnittfläche concav wird, während die andere Hälfte die ursprüngliche Richtung beibehält oder sich nur schwach nach aussen oder nach innen krümmt (Fig. 5 *B*). Die Zeit, welche die Wurzel im Wasser zubringen muss, bis die Krümmung eingetreten ist, ist verschieden, 1/4 Stunde bis einige Stunden. In Zuckerwasser gebracht gleichen die Längshälften ihre Krümmungen wieder aus. Es verdient bemerkt zu werden, dass diese Bewegungen immer in der genannten Weise stattfinden, ganz unabhängig von der Lage, welche dabei die im Wasser liegende Wurzel gegen den Horizont einnimmt. —

Es ist leicht den Hergang dieser Erscheinung zu verstehen. Einmal sucht sich das Bestreben der Wurzelzellen die centrifugal liegenden Längswände stärker zu verlängern durch die entsprechenden Krümmungen zum Ausdrucke zu bringen. Andererseits sucht nun die Schwerkraft diese Zellen zu den eben ermittelten Wachsthumsvorgängen zu disponiren. Letztere erfolgen nun aber in der oberen Längshälfte in gleichem, in der unteren im entgegengesetzten Sinne wie der erstere Vorgang, und daraus erklären sich unmittelbar jene Richtungen der beiden Hälften. Es beweist aber diese Erscheinung erstens, dass jene Disposition zu ungleichem Längenwachsthume der gegenüberliegenden longitudinalen Membranen der Wurzelzellen von der Schwerkraft nicht gestört wird, dieselbe wirkt unabhängig von diesen Vorgängen selbstständig und unmittelbar auf den Wachsthumsprocess der Zellwand, nur die Erfolge beider Vorgänge bringen verschiedene Bewegungsresultanten hervor. Zweitens ergiebt sich, dass auch bei den durch die Schwerkraft inducirten Wachsthumsvorgängen an Stelle von Zellstoffmolecülen Wassermolecüle in die Zellhaut eingelagert werden können, sobald der zu diesem Wachsthume disponirten Zelle Wasser in reichlicher Menge zur Verfügung gestellt wird. Drittens aber wird dadurch gezeigt, wie der Einfluss der Schwerkraft in der Pflanze schon stattfindet, noch ehe sich derselbe durch eine äusserlich sichtbare Bewegung des Pflanzentheiles kund zu geben vermag. —

Ist an einer schräg aufrecht stehenden Wurzel eine Abwärtskrümmung schon mehr oder weniger erfolgt, so wird als ursprüngliche Richtung eben diese Krümmung, nicht eine gerade Linie zu betrachten sein, und der Erfolg des eben besprochenen Experimentes ist nun leicht zu übersehen: die nach oben gekehrte Längshälfte steigert ihre Krümmung, die untere schwächt sie ab. Wird jedoch der Versuch erst nach vollständiger Umkrümmung vorgenommen, so wird der Erfolg etwas geändert, weil an der Stelle der Krümmung sich jetzt nicht mehr die Stelle des intensivsten Wachsthums befindet; diese ist vielmehr bereits weiter vorgerückt, und die nach dem Aufspalten und Einlegen in Wasser erfolgenden Krümmungen fallen daher nicht mehr vollständig mit jener Stelle zusammen. Es finden dann Erscheinungen statt, wie sie in Fig. 6 wiedergegeben sind; bei *a* liegt die durch die Schwerkraft an der unverletzten schräg aufgerichteten Wurzel hervorgebrachte Krümmung, bei *b* dagegen erst die durch die Wasserimbibition der Membranen der Wurzelzellen verursachte.

Wenn man auf horizontaler undurchdringlicher Unterlage gekeimte Wurzeln von Erbsen, welche sich derselben dicht angeschmiegt entwickelt haben, in der nämlichen Weise spaltet und in Wasser bringt, so krümmt sich die zenithwärts gerichtet gewesene Hälfte bis rechtwinklig mit der Innenseite concav, während die untere ihre Richtung beibehält oder nur wenig nach einer Seite hin ändert. Wie in diesem Falle die Bewegung der unverletzten Wurzel nach deren Entfernung vom undurchdringlichen Keimboden in auffällig kurzer Zeit erfolgt, so sind auch diese Bewegungen nach etwa $^1/_2$ Stunde in der Regel vollständig eingetreten, oft in wenigen Minuten vollendet. Immer sind diese Bewegungen beträchtlicher, als im gleichen Falle die der unverletzten in der Luft befindlichen Wurzelspitzen, wiederum weil die Zelle das reichlich dargebotene Wasser an Stelle des Zellstoffes in dem durch die Schwerkraft vorgeschriebenen Sinne in ihre Längswände einzulagern vermag.

Aus dem Zusammenwirken des Wachsthumsbestrebens einer jeden Wurzelzelle und der Einwirkung der Schwerkraft auf das Wachsthum derselben erklären sich endlich auch die Erscheinungen,

welche eintreten, wenn der Länge nach halbirte Keimwurzeln in einer aus der normalen Richtung abgelenkten Stellung weiterwachsen. Spaltet man gerade gewachsene etwa zolllange Wurzeln keimender Erbsen von der Spitze aus einige Linien weit durch einen genau in der Mittellinie geführten Längsschnitt derart, dass jede Hälfte noch einen Antheil des Gefässbündels enthält, stellt die Pflanzen mit den Wurzeln im Winkel von etwa 45^0 schräg aufrecht im dunkeln Raume auf und sorgt dafür, dass die zunächst meistens dicht aufeinanderliegenden Hälften an den äussersten Spitzen mit den Schnittflächen nicht wieder verwachsen — was leicht geschieht —, so wächst nun jede Hälfte in leicht vorauszusehender Weise. Die zenithwärts gekehrte Hälfte wird in Folge der Gleichsinnigkeit des Wachsthumsbestrebens ihrer Zellen und des Einflusses der Schwerkraft an der Schnittfläche concav und bewegt ihre Spitze abwärts. An der unteren Längshälfte wirken dagegen jene beiden Vorgänge in entgegengesetzter Weise; in der Regel macht sich aber der erstere zeitiger und stärker geltend als der Einfluss der Schwerkraft. Die untere Hälfte wird daher ebenfalls an der Schnittfläche concav, sie hebt ihre Spitze in die Höhe, und oft erst wenn dieselbe in die senkrechte Richtung gekommen oder noch darüber hinaus bewegt worden ist, macht die Schwerkraft ihren Einfluss geltend und bewegt nun die Spitze in ihrem Sinne. Diese fährt in Folge dessen in ihrer Krümmung fort, bis sie wieder senkrecht abwärts gerichtet ist, also eine vollständige Schlinge gebildet hat, wie es Fig. 7 darzustellen sucht. Hiernach wird wohl auch angenommen werden müssen, dass in diesem Falle die Abwärtskrümmung der oberen Hälfte ganz oder zum grossen Theile eine Folge des an jeder aufgespaltenen Wurzel eintretenden eigenthümlichen Wachsthumsbestrebens ist, dass die Schwerkraft erst dann in Wirksamkeit zu treten suchen wird, wenn sie nichts mehr zu thun findet.

Ist dagegen bei diesem Versuche die Wurzel nicht genau in ihrer Mittellinie gespalten, so dass die eine Hälfte nur Rindezellen oder höchstens die äusserste Partie des Gefässbündels enthält, so erleidet nur die stärkere Hälfte die in Vorstehendem beschriebenen Bewegungen, je nachdem sie dem Zenith oder dem Erdcentrum zugekehrt ist, wie aus

Fig. 8 *A*, *B*, *C* ersichtlich ist. Die schwächere Hälfte erfährt dabei keine Verlängerung, oder dieselbe bleibt doch hinter derjenigen der anderen Seite beträchtlich zurück (vergl. oben p. 20)[1].

V. Abwärtskrümmungen von Stengelorganen unter dem Einflusse der Schwerkraft.

Auch Stengelorgane können an den jungen im Wachsthume begriffenen Enden Richtungen annehmen, welche an diejenigen erinnern, welche die Enden aufgerichteter Wurzeln einzunehmen suchen. Das Ueberhängen der Enden fortwachsender Vegetativsprosse vieler Pflanzen und die nickende Richtung vieler Blüthen und Inflorescenzen vor, während oder nach dem Blühen sind die hier zu nennenden Erscheinungen.

Unter diesen Richtungen sind zunächst solche zu unterscheiden, welche nur innerhalb einer kurzen Strecke eines wachsenden Sprosses, gewöhnlich unmittelbar vor den jüngsten Theilen desselben eintreten, und deren Krümmungsebenen eine unveränderte Stellung gegen die Meridianebene beibehalten, und solche, welche meist die ganze in Verlängerung begriffene Strecke des Stengels umfassen, eine weit

1) Neuerlich hat sich auch Hallier (Landwirthschaftl. Versuchsstationen. 8. Band (1866) p. 463—470) mit der Einwirkung der Schwerkraft auf die Wurzeln beschäftigt. Die Abhandlung hat hauptsächlich den Zweck, einen nach des Autors Meinung besseren Beweis als den bisherigen dafür beizubringen, dass die Schwerkraft die Richtung der Wurzel bestimmt. Die überaus schwache, von der unerhörtesten Unwissenheit zeugende Arbeit mag selbst ein Gebahren erklären, welches einem im Besitze gesunden Denkvermögens und der nöthigen wissenschaftlichen Kenntnisse befindlichen Manne unmöglich sein würde. Am Schlusse bekennt sich der Verfasser hinsichtlich der Mechanik der Wurzelbewegung zu den Ansichten von Hofmeister und Sachs (p. 469—470). Die dort gethanen Aeusserungen sind einer wissenschaftlichen Besprechung unwürdig, ich habe ihrer nur gedacht, weil die betreffende Arbeit wirklich in einer wissenschaftlichen Zeitschrift enthalten ist.

schwächere Krümmung beschreiben, und deren Krümmungsebenen ihre Richtungen gegen die Meridianebene fortwährend verändern. Beiderlei Richtungsarten haben auch verschiedene Ursachen.

Die aufrecht stehenden, noch lediglich mit vegetativen Blättern bekleideten Sprosse von *Saxifraga longifolia* sind an den oberen Enden in scharfem, halbkreisförmig nach unten geöffnetem Bogen umgekrümmt, dessen Ebene an der im Freien stehenden Pflanze eine unveränderte Stellung innehält. Werden in Erde eingewurzelte derartige Pflanzen in tiefer Finsterniss senkrecht aufgestellt, so gleicht sich die Krümmung nach einiger Zeit fast völlig aus, die Enden richten sich gerade aufwärts. Daraus geht hervor, dass die Abwärtsrichtung dieses Stengeltheiles auf negativem Heliotropismus beruht, welcher stärker ist als das Bestreben des Stengels sich unter dem Einflusse der Schwerkraft senkrecht aufzurichten. Wenn dagegen die Entwickelung der Stengel bis zum Erscheinen der Inflorescenz fortgeschritten ist, so gleicht sich an der im Freien stehenden Pflanze jene nickende Richtung zum Theil aus: es tritt jetzt eine die ganze obere Hälfte des nunmehr beträchtlich verlängerten Sprosses einnehmende Incurvation ein, derart, dass die Inflorescenz weit überhängt. Dabei ist die Krümmungsebene in stetiger, ziemlich rasch erfolgender (z. B. an einer Versuchspflanze in 24 Stunden ca. 360°) Stellungsänderung begriffen. Auch an den im Dunkeln gehaltenen Pflanzen treten in dem nämlichen Entwickelungstadium dieselben Erscheinungen hervor. Wurde eine solche Pflanze, welche im dunkeln Raume diese Bewegungen in sehr ausgeprägter Weise vollführte, daselbst in umgekehrte Stellung gebracht, so verminderte sich natürlich in Folge des Gewichtes der Endtheile und der Schlaffheit des Stengels die Krümmung desselben merklich, ohne jedoch aufgehoben zu werden, und auch in dieser Stellung gingen die Drehungen der Krümmungsebene weiter. Eine ganz ähnliche Reihe von Erscheinungen zeigte mir *Sedum Forsteri*; wahrscheinlich sind sie in der Gattung *Sedum* weit verbreitet. Diese zweite Form von Incurvationen ist somit unabhängig sowohl vom Lichte wie von der Schwerkraft, sie beruht darauf, dass immer eine Längskante des Stengels länger wird als die gegenüberliegende, und dass diese stärkere Verlängerung einer Kante in

fortwährender Wanderung um den Stengel begriffen ist[1]). Ob dieser Vorgang auf einem gleichmässigen Verhalten aller Zellen hinsichtlich des Flächenwachsthums der longitudinalen Membranen oder auf Aenderungen der Gewebespannungen beruht, habe ich nicht entschieden.

Da bei der ersteren Bewegungsweise die Krümmungsebene durch die Richtung des überhängenden Theiles und durch die Verticale des Beobachtungsortes (wenigstens an allen allseitig gleichmässig beleuchteten Pflanzen) bestimmt wird, so erscheint es passend nur die durch diese Bewegung erzeugte Richtung als Nicken, Nutation zu bezeichnen, die durch die zweite Bewegungsform hergestellte Richtung aber, da ihre Krümmungsebene durch die Richtung des eingekrümmten Endes und durch die des ganzen Sprosses allein bestimmt ist, die Lothlinie also nicht nothwendig in sich aufzunehmen braucht, mit dem Ausdrucke Inclination zu belegen. Die Inclinationsebene ist also an der lebenden Pflanze in fortwährender Drehung begriffen, die Nutationsebene unbeweglich[2]).

Bei den eben besprochenen Pflanzen beruhte die Nutation auf negativem Heliotropismus. Dasselbe ist der Fall bei den nutirenden Stengeln von *Solidago villosa*. Wurden abgeschnittene, in Wasser stehende Stengel dieser Pflanze im Finstern senkrecht aufgestellt, so richteten sich die gekrümmten Enden in 45 Stunden gerade aufwärts. Die am gekrümmten Theile vorher angebrachten 3‴ langen Theilgrade hatten sich dabei um je $^1/_2$ bis 1‴ verlängert. Ein im Freien erwachsener ebensolcher Stengel wurde im Finstern so aufgestellt, dass die Krümmungsebene horizontal stand. Nach 45 Stunden hatte sich das junge

1) Vergl. bereits Hofmeister, Pflanzenzelle. p. 323.

2) Hofmeister (Pflanzenzelle p. 321) scheint beide Bewegungen zum Theil zu vermengen. — Ich glaube, dass die Inclination oder wenigstens die Disposition zu dieser Bewegung allen im Längenwachsthume begriffenen Sprossen eigenthümlich ist, nur mag sie nicht immer einen sichtbaren Ausdruck gewinnen, vielfach nur mit wenig Evidenz auftreten. Gelegentliche Beobachtungen scheinen mir darauf hinzudeuten, dass diese Erscheinung beim Wachsen in der Dunkelheit in solchen Fällen sichtbar zu machen ist, wo sie unter den normalen Verhältnissen sich nicht zu erkennen giebt. Das eben Ausgesprochene soll jedoch nichts weiter als eine vorläufige Vermuthung sein.

Ende unter Verlängerung aufgerichtet. Wurden endlich solche Stengel im Finstern in verkehrte Stellung gebracht, so steigerte sich unter Verlängerung des Stengels die schon vorhandene Krümmung noch beträchtlich, und das junge Ende wuchs senkrecht aufwärts weiter.

In den vorstehend erörterten Fällen sind die jungen im Wachsthume begriffenen Internodien für die Einflüsse des Lichtes und der Schwerkraft zugleich empfänglich, aber der Einfluss des Lichtes, welches den Stengel der Lichtquelle abzukehren sucht, überwiegt denjenigen der Schwerkraft, welche eine vertical aufrechte Stellung herbeizuführen strebt. Die Empfänglichkeit für den Lichteinfluss erlischt aber früher als die andere; daher erhebt die Pflanze ihre älteren Theile wieder in dem Maasse als die Abwärtskrümmung an der Spitze weiter fortschreitet. So erfährt also jeder Theil des Stengels nach seinem Austritte aus dem Knospenzustande zwei einander folgende Bewegungen: zuerst eine Senkung und darauf eine Hebung. Beide Bewegungen wandern in gleichbleibender Entfernung von einander über den Stengel hin, der Spitzenzunahme desselben nachfolgend.

Es kann aber die Empfänglichkeit für beiderlei Einflüsse noch anders in der Pflanze vertheilt sein, und dadurch ein ganz anderes Resultat erzielt werden. Die Stengel der *Lysimachia Nummularia* kriechen horizontal auf dem Boden hin, einen nach unten geöffneten seichten Bogen beschreibend, so dass die Spitze des Stengels nicht selten dem Boden angedrückt ist. Gräbt man vor dem fortwachsenden Ende einer im Freien stehenden allseitig gleichmässig beleuchteten Pflanze ein Loch in den Boden, dessen vor dem Ende des Zweiges stehende Wand senkrecht ist, so kriecht der Spross, wenn er auf seinem Wachsthume das Loch erreicht hat, auch auf der senkrecht abwärts gerichteten Wand desselben weiter. Lässt man aber die Pflanze an einem vor Licht geschützten Orte auf einer von feuchtem Sande gebildeten horizontalen Unterlage vegetiren, so richtet sich das junge Stengelende in sehr energischer Weise fast senkrecht aufwärts und wächst nun in dieser Richtung weiter. Hier liegt also die für den Einfluss der Schwerkraft empfängliche Strecke noch vollständig innerhalb derjenigen, welche vom Lichte be-

einflusst wird, und da die letztere Wirkung die stärkere ist, so kann es zu keiner Aufrichtung des Stengels kommen.

Bei einer zweiten Klasse von Nutationen muss die Ursache der Bewegung in der Schwerkraft gesucht werden. Hierher gehören namentlich nickende Blüthen und Inflorescenzen. Sehr evident ist die Erscheinung z. B. an den Blüthenstielen einiger Arten von *Clematis.* Bei *Clematis integrifolia* steht die Blüthenknospe Anfangs auf dem aufgerichteten Blüthenstiele gerade aufrecht. Kurze Zeit vor dem Oeffnen der Blüthe erleidet der Stiel, während er sich noch verlängert, an seinem obersten Ende, und zwar in einer Länge von nur etwa 4 bis 6‴, eine bis halbkreisförmige Umkrümmung, derart dass die Blüthenknospe senkrecht nach unten sieht. In dieser Stellung öffnet sich die Blüthe, und erst beim Verblühen gleicht sich die Krümmung wieder allmählich aus. Ein abgeschnittener, in Wasser stehender Zweig dieser Pflanze wurde im Finstern in seiner natürlichen Richtung aufgestellt. Die obere Hälfte eines 5″ langen Pedunculus mit noch fast gerade aufrecht stehender Blüthenknospe wurde mit 2‴ von einander entfernten Theilstrichen versehen. Nach Verlauf von 4 Tagen, während welcher Zeit die Blüthe sich geöffnet hatte, war das obere 4‴ lange Ende des Stieles in einem Bogen von 135° nach abwärts umgekrümmt, die Blüthe stand nahezu umgekehrt vertical. Die beiden obersten Theilgrade waren während dieser Zeit je 3‴ lang geworden. Ein anderer Zweig derselben Pflanze wurde unter den nämlichen Verhältnissen so aufgestellt, dass ein Blüthenstiel mit noch nicht geöffneter Blüthe, welcher bereits den Anfang der Umkrümmung seiner Spitze in einem Bogen von 47° erlitten hatte, in einem Winkel von ca. 45° mit dem Horizonte nach abwärts gekehrt war, so zwar dass der Bogen des nutirenden Theiles nach oben geöffnet war und die Blüthenknospe also ungefähr wagerecht stand. Die obere Hälfte des Blüthenstieles war wieder mit einer Theilung in 2‴ lange Grade versehen. Nach 66 Stunden zeigte sich Folgendes. Der Blüthenstiel hatte in seiner Mitte eine kräftige Aufwärtskrümmung in einem Bogen von 90° erfahren, so dass die obere die Blüthe tragende Hälfte etwa im Winkel von 45° aufgerichtet war. Die Krümmung am Ende aber war nicht nur ausgeglichen, sondern weit nach der entgegen-

gesetzten Seite umgeschlagen und beschrieb einen nach unten geöffneten Bogen von 125°, so dass die Blüthe schräg abwärts geneigt war. Die Theilgrade waren unterdessen je 2,6‴ lang geworden. Bei dieser Ueberführung der einen Krümmung in die entgegengesetzte fanden niemals Achsendrehungen der Blüthenstiele statt, wie der gerade bleibende Verlauf der Riefen derselben bewies.

Auch *Clematis cylindrica* hat nickende Blüthenstiele. Ein Zweig dieser Pflanze mit zwei Blüthenstielen, deren Knospen noch aufrecht standen, wurde in der eben bezeichneten Weise so im Dunkeln aufgestellt, dass die Pedunculi, welche mit 2‴ langen Theilgraden versehen waren, im Winkel von ca. 60° mit dem Horizonte aufwärts schauten. Nach 48 Stunden hatte jeder von beiden die charakteristische Umkrümmung seines Endes erlitten, die noch geschlossenen Blüthenknospen waren nahezu senkrecht nach unten gerichtet, die Theilgrade durchschnittlich 2,7‴ lang geworden.

Die Blüthenstiele der meisten Arten von *Papaver* zeigen vor dem Oeffnen der Blüthe eine sehr ausgeprägte Nutation: in vertical aufrechter Richtung aus den Blattachseln hervortretend erleiden sie alsbald etwa in der Mitte oder in der oberen Hälfte eine vollständige Umkrümmung, die Blüthenknospe schaut senkrecht nach unten. Kurz vor dem Oeffnen der Blüthe gleicht sich die Krümmung wieder aus, während oder nach geschehener Aufrichtung erfolgt das Aufblühen. Ein im Topfe eingewurzeltes Exemplar von *Papaver dubium*, welches am Lichte seinen ersten Blüthenstiel hervortreten liess, wurde, als derselbe etwa die Länge einer Linie erreicht hatte, in aufrechter Stellung ins Finstere gebracht. Nach 24 Stunden, während welcher Zeit ein bemerkliches Längenwachsthum erfolgt war, hatte die Umkrümmung des Stieles begonnen, seine obere Hälfte befand sich in ungefähr horizontaler Stellung. Nach weiterem 24stündigem Verweilen im Finstern war der Pedunculus unter beträchtlicher Verlängerung in einem fast halbkreisförmigen Bogen umgekrümmt. Die Pflanze wurde nun in verkehrte Stellung gebracht, so dass die Concavität des Bogens des Blüthenstieles nach oben schaute. Nach 18 Stunden hatte sich die Krümmung wieder soweit ausgeglichen, dass die Blüthenknospe horizontal stand. Hierauf

ging die Pflanze zu Grunde. Die schwarze Längslinie, mit welcher der Blüthenstiel Anfangs versehen worden war, war gerade geblieben, zum Beweise, dass auch hierbei keine Achsendrehungen stattgefunden hatten. Aehnliche Versuche mit abgeschnittenen, in Wasser stehenden Pflanzen von *Papaver pilosum*, welche im dunkeln Raume verkehrt aufgestellt wurden, ergaben dieselben Resultate.

Die Stengel der *Smilacina racemosa* stehen gerade oder schräg aufrecht; der Stiel, welcher die terminale Inflorescenz trägt, hat bei seinem Erscheinen dieselbe Richtung, späterhin aber krümmt er sich in einem erdwärts geöffneten Bogen, die Inflorescenz abwärts senkend, um sich alsbald kurz vor dem Oeffnen der Blüthen wieder in die ursprüngliche Stellung aufzurichten. Ein derartiger Stengel mit einer jugendlichen Inflorescenz, welche eben ihre Umkrümmung begonnen hatte und einen Bogen von 60° beschrieb, wurde im dunkeln Raume in schräger Richtung nach unten so aufgestellt, dass die Inflorescenz im Winkel von ca. 45° mit der Horizontale aufrecht stand. Die nunmehrige Oberseite derselben wurde mit einer geraden schwarzen Längslinie versehen. Nach 48stündigem Verweilen im Dunkeln hatte die Inflorescenz unter merklicher Verlängerung die vorhandene Krümmung nicht nur ausgeglichen, sondern war auch nach der entgegengesetzten Seite weiter bewegt worden, sie beschrieb jetzt einen abwärts geöffneten Bogen von 113°, so dass sie wiederum nahezu die nämliche Stellung zum Horizonte eingenommen hatte, wie in der umgekehrten Lage des Stengels vor dem Versuche. Die schwarze Linie auf der Oberseite hatte dabei ihre gerade Richtung nicht verändert. Bei einem anderen solchen Versuche betrug die schon vorhandene Krümmung des Stieles der Inflorescenz 102°; die Pflanze wurde so im Dunkeln aufgestellt, dass die Inflorescenz vertical aufrecht stand. Nach 24 Stunden war die Krümmung in die entgegengesetzte übergeführt: das Ende des Stengels beschrieb an der entgegengesetzten Seite einen Bogen von 85°, die Inflorescenz stand senkrecht abwärts. Eine auf der Unterseite des Stengels angebrachte schwarze Linie hatte ihre gerade Richtung beibehalten. — Je mehr sich ein Stengel dem Entwickelungszustande nähert, in welchem an die Stelle der Abwärtskrümmung die Aufwärtsbewegung tritt, um so

weniger vollständig gelingt es, durch Umdrehung die Krümmung in die entgegengesetzte überzuführen.

Nach den über die Bewegungen der Wurzelspitzen gemachten Erfahrungen wird man vermuthen können, dass auch die in Vorstehendem erörterten von der Schwerkraft verursachten Bewegungen nichts als eine Wachsthumserscheinung jeder einzelnen der das bewegungsfähige Organ zusammensetzenden Zellen sind.

Zur Begründung dieses Satzes ist zunächst auf die eben mitgetheilten Versuche zu verweisen, welche zeigen, dass die Bewegung in allen Fällen mit einem Längenwachsthume des in Bewegung begriffenen Pflanzentheiles verknüpft ist. — Sehr lehrreich in dieser Beziehung ist ferner eine Erscheinung, die sich häufig an *Papaver*arten mit nickenden Blüthen beobachten lässt. Wenn blüthentragende Stengel dieser Pflanzen abgeschnitten und in Wasser gesetzt werden, so bleiben sie oft in diesem Zustande zwar am Leben, sie welken nicht, sie bringen die Blüthenknospen zum Oeffnen, aber sie verlängern ihre Stengeltheile, insbesondere ihre Blüthenstiele nicht im mindesten. Dann zeigt sich aber immer, im Lichte wie in der Dunkelheit, dass letztere ihre jeweilige Stellung beibehalten: die zur Abwärtskrümmung sich anschickenden bleiben aufrecht, die abwärts gekrümmten richten sich nicht oder nur wenig auf. Hält man derartige Pflanzen im dunkeln Raume in umgekehrter Stellung, so bleiben die abwärts gekrümmten jetzt nach oben gerichteten Enden der Blüthenstiele in unveränderter Stellung Tage lang. Das Letztere habe ich auch in ähnlicher Weise an den oben genannten *Clematis*arten in den Fällen gesehen, wo die im Wasser stehenden Stengel zwar am Leben blieben, aber ihre Wachsthumsfähigkeit verloren hatten, was um so eher geschieht, je näher unter den Blüthenstielen der Zweig abgeschnitten wird. Daraus geht denn hervor, dass an die Erklärungsweise, welche Sachs für die nickenden Blüthenstiele versucht hat, und die auch bei der Steifigkeit derartiger Organe im höchsten Grade unwahrscheinlich ist, nicht zu denken ist.

Dass aber diese Bewegungen auch nicht Folgen von Aenderungen der Gewebespannungen sind, geht aus Nachstehendem hervor.

Wird ein noch gerader Blüthenstiel von *Clematis integrifolia* in zwei Längshälften gespalten, so spreizen dieselben zwar von einander, aber die Krümmungen treten nur an den unteren Theilen ein, die oberen der Abwärtsbewegung fähigen bleiben gerade. Streifen aus Rinde und Gefässbündelring aus letzterem Theile bleiben ebenfalls gerade. Auch die Länge dieser Gewebe sowie des Markes ändert sich nach dem Isoliren nicht; nur wird letzteres nach wenige Minuten dauerndem Liegen an der Luft kürzer, und daher kommt es auch, dass längsgespaltene Blüthenstielenden unter denselben Umständen an der Schnittfläche etwas concav werden. In den der Abwärtskrümmung fähigen Theilen des frischen unverletzten Pedunculus bestehen also gar keine Gewebespannungen. Damit stimmt überein, dass auch an dem vollständig umgekrümmten Blüthenstielende die Rinde-Gefässbündellage der convexen wie der concaven, der rechten wie der linken Seite, ingleichen das Mark nach dem Isoliren die Längen und Krümmungen beibehalten, welche sie im unverletzten Organe besassen.

Im vorliegenden Falle ist jeder andere Gedanke als der an eine Entstehung der Bewegung durch ungleichseitiges Längenwachsthum jeder einzelnen Zelle, wie bei den analogen Bewegungen der Wurzelspitzen, ausgeschlossen.

Nicht so einfach werden sich die Verhältnisse in solchen Fällen gestalten, wo die Gewebe in gegenseitiger Spannung sich befinden, also nach dem Isoliren verschiedene Längen annehmen. Werden von jungen Blüthenstielen von *Papaver dubium*, noch ehe die Krümmung eingetreten ist, aus Rinde und Gefässbündeln bestehende Streifen abgezogen, so behalten die letzteren die gerade Richtung bei oder nehmen eine schwache aussen concave Krümmung an, aber sie werden kürzer als der isolirte Markcylinder, wie folgende Zahlen zeigen. Aus diesem Grunde spreizen auch die Längshälften eines solchen Blüthenstieles nach dem Aufspalten mehr oder weniger auseinander.

	Länge des unverletzten geraden Pedunculus.	Länge des isolirten Markes.	Länge der isolirten aus Rinde u. Gefässbündeln bestehenden Streifen.
Nr. 1.	6,2‴	6,2‴	6‴
Nr. 2.	14,6‴	14,6‴	14‴

Das isolirte Mark ist unmittelbar nach der Präparation wenig länger oder ebenso lang als das unverletzte Stück des Blüthenstieles, welchem es angehörte. Beim Liegen an der Luft wird es aber allmählich kürzer, und daher kommt es auch, dass der Länge nach halbirte Stiele nach wenigen Minuten ihre Längshälften aus der aussen concaven in eine innen concave Krümmung überführen. Einlegen in Wasser bringt am isolirten Marke die frühere Länge, an den Längshälften des Stieles die früheren Krümmungen alsbald wieder hervor, ja steigert diese Verhältnisse noch beträchtlich. Da hiernach in diesem Falle die schwachen Gewebespannungen für Veränderungen des Wassergehaltes äusserst empfindlich sind, so müssen derartige Messungen möglichst rasch nach der Präparation vorgenommen werden. Mit vorrückendem Alter steigern sich die Spannungen noch etwas, wie aus den sogleich anzuführenden Zahlen ersichtlich ist.

Bei den folgenden Versuchen wurde von den halbkreisförmig nutirenden oder noch in der Abwärtskrümmung begriffenen Blüthenstielen die Rinde-Gefässbündellage der oberen convexen, wie der unteren concaven Seite abgetragen und darauf das Mark von den übrigen Theilen der Rinde und des Gefässbündelsystemes befreit. Bei den beiden letzten Versuchen der nachstehenden Beobachtungsreihe wurde eine Längsplatte durch zwei in der Krümmungsebene geführte Schnitte hergestellt und daraus die passiv gedehnten Gewebe beider Seiten sowie der Markstreifen durch zwei rechtwinklig daraufstehende Schnitte isolirt.

		Länge des aus Rinde und Gefässbündeln bestehenden Streifens der Oberseite [1].	Länge des Markes.	Länge des aus Rinde und Gefässbündeln bestehenden Streifens der Unterseite.
I.	Im unverletzten Sprosse.	27,2	25,7	24,8
	Im isolirten Zustande.	26,2	26,8	24
II.	Im unverletzten Sprosse.	21,3	20	19
	Isolirt.	20,6	20,8	18,2
III.	Im unverletzten Sprosse.	24,8	23,5	22,6
	Isolirt.	23,8	24	22
IV.	Im unverletzten Sprosse.	11,5	10,6	10
	Isolirt.	11	11	9,6
V.	Im unverletzten Sprosse.	15,5	14,5	13,6
	Isolirt.	14,5	14,6	13,2

Die vorstehenden Zahlen zeigen, dass in allen Fällen nach der Trennung der sich spannenden Gewebe die Längendifferenz zwischen den passiv gedehnten Schichten der Oberseite und dem Marke bemerklich kleiner ist als die zwischen dem Spanngewebe der Unterseite und dem Marke bestehende. Es wird also auch in der Oberhälfte eine geringere Spannung als in der unteren obwalten. Wüssten wir nun von dem gekrümmten Stengel nichts weiter als vorstehende Thatsache, so könnten wir annehmen, die Krümmung beruhe auf einem Längerwerden der passiv gedehnten Schichten der convexen Seite, wodurch dem Schwellgewebe auf dieser Seite mehr Spielraum gestattet wird. Mit gleichem Rechte liesse sich aber vermuthen, dass die Krümmung, wie bei *Clematis*, von einem ungleichseitigen Längenwachsthume jeder einzelnen Zelle herrühre. Nehmen wir nämlich an, die Bewegung komme hier ebenfalls dadurch zu Stande, dass jede einzelne Zelle ihre zenithwärts liegende Längs-

1) Die Zahlen der Tabelle bedeuten Pariser Linien.

wand stärker als die gegenüberliegende verlängert, dass aber dieser Process nur so stattfindet, dass dabei, ganz wie im gerade fortwachsenden Stengel die Spanngewebe ringsum gleichmässig kürzer als das Schwellgewebe bleiben, so ist das in unserer Tabelle ausgedrückte Längenverhältniss eine ganz selbstverständliche Thatsache: es muss das isolirte passiv gedehnte Gewebe der Oberseite länger sein als das der Unterseite (s. Tabelle), denn die Oberseite des unverletzten Stengels ist ja länger als die Unterseite (s. Tabelle), nach der einfachen mathematischen Wahrheit, dass Bogen eines und desselben Centriwinkels um so grösser sind, je grösser ihr Radius ist. Daraus folgt dann aber unmittelbar, dass die Längendifferenz zwischen Mark und oberem Spanngewebe kleiner ist als das zwischen Mark und unterem Spanngewebe. Beziehen wir die Längen der passiv gedehnten Gewebe im geraden Stengel auf die Länge der geraden Linie, so müssen wir sie im gekrümmten Stengel auf die Längen der krummen Linien beziehen. Wenn wir also erfahren wollen, ob die Verzögerung des Wachsthumes der passiv gedehnten Schichten beider Seiten auch bei diesem Krummwachsen des Stengels in gleichem Grade stattgefunden hat, so müssen wir am gekrümmten Stengel die Differenzen zwischen den Längen der passiv gedehnten Schichten im unverletzten und denjenigen im isolirten Zustande vergleichen. In der That zeigt die vorstehende Tabelle diese Differenzen in der oberen und unteren Seite ziemlich einander gleich, soweit eben die Fehlerhaftigkeit solcher Operationen eine Gleichheit gestattet; jedenfalls ist die ausgesprochene Thatsache in den obigen Zahlen unverkennbar. — Ausserdem finden wir aber noch Thatsachen, welche nur durch die Annahme der gleichen Bewegungsmechanik wie bei *Clematis* zu erklären sind, und mit denen eine Erklärung der Bewegung aus Aenderungen der Spannungsgrössen nicht im Einklange stehen würde. Bei den obigen Versuchen behielt das vollständig entblösste Mark entweder die Krümmung des unverletzten Blüthenstieles bei oder zeigte dieselbe nur wenig verändert. Die aus Rinde und Gefässbündeln bestehenden Streifen hatten die Krümmung des unverletzten Organes im Allgemeinen auch beibehalten, gewöhnlich zeigte jedoch der obere eine etwas geringere, der untere eine etwas stärkere Krümmung, was mit dem Bestreben

solcher aus dem geraden Blüthenstiele isolirten Gewebsstreifen, an der Aussenseite etwas concav zu werden, im Einklange steht. Wurden endlich von der rechten oder linken Seite eines umgekrümmten oder in der Abwärtskrümmung begriffenen Blüthenstieles durch einen in der Krümmungsebene geführten senkrechten Schnitt sei es allein die oberflächlichsten Zelllagen, sei es die ganze Rinde, sei es Rinde und Gefässbündel abgetragen, so behielt dieser Streifen genau die Krümmung des unverletzten Blüthenstieles bei, wozu nur noch in manchen Fällen eine schwache Krümmung im Sinne des Concavwerdens an der Aussenseite trat. Daraus geht hervor, dass das Mark sowohl als jeder Streifen der passiv gedehnten Gewebe an der zenithwärts gekehrten Seite länger geworden war als an der entgegengesetzten. Es muss also hier wiederum in jedem einzelnen Theile des gekrümmten Stammstückes die zenithwärts liegende Seite ein erhöhtes Wachsthum erlitten haben.

So sehen wir auch an solchen Stengeln, in welchen die Gewebe sich einander spannen, die Abwärtskrümmung lediglich auf demselben Vorgange beruhen, wie an spannungslosen Stengeln. Wie beim Längenwachsthume des geraden Stengels die Spanngewebe ringsum gleichmässig in ihrem Wachsthume hinter dem des Schwellgewebes zurückbleiben, so geschieht es laut obiger Tabelle auch im krummwachsenden Organe. Die Gewebespannungen sind also an der Bewegung völlig unbetheiligt, sie sind während der Umkrümmung und im vollkommen nutirenden Blüthenstiele noch genau im gleichen Sinne vorhanden, wie im geradegestreckten. Daraus erklärt sich denn auch, warum die obere Längshälfte eines rechtwinklig zur Krümmungsebene gespaltenen nutirenden Blüthenstieles von *Papaver* ihre Krümmung mindert, die untere die ihrige steigert.

Dass die Bewegung der nutirenden Blüthenstiele durch ungleichseitiges Längenwachsthum jeder einzelnen Zelle, wie bei den analogen Bewegungen der Wurzelspitzen erfolgt, beweisen nun auch die Messungen, welche an den einander entsprechenden Zellen der oberen und der unteren Hälfte solcher Blüthenstiele vorgenommen werden. Auf Längsschnitten, welche in senkrechter Richtung durch das nutirende Blüthenstielende der oben genannten *Clematis*arten angestellt wurden,

hatten die Zellen der entsprechenden Schichten in der oberen und unteren Hälfte nachverzeichnete Längen (in Pariser Linien), welche Mittelwerthe aus ca. 10 Messungen darstellen.

1. *Clematis integrifolia.*

	Epidermis.	Erste Zelllage der Rinde.	Achte Zelllage der Rinde.
Oberseite.	0,025	0,033	0,025
Unterseite.	0,010	0,018	0,014

2. *Clematis cylindrica.*

	Epidermis.	Erste Zelllage der Rinde.	Sechste Zelllage der Rinde.
Oberseite.	0,031	0,039	0,068
Unterseite.	0,013	0,012	0,041

Werden ebensolche Schnitte aus Blüthenstielen, an welchen die Abwärtskrümmung vollendet oder auch noch nicht vollständig eingetreten ist, in eine concentrirte Zuckerlösung gelegt, so behalten sie ihre jeweilige Richtung bei, zum Beweise, dass auch hier die grössere Länge der zenithwärts gekehrten Längswand jeder einzelnen Zelle nicht auf einer Steigerung des Gehaltes an Imbibitionswasser, sondern auf einer Vermehrung der in der longitudinalen Richtung der Fläche nebeneinander liegenden festen Zellstoffmolecüle, also auf einem wirklichen Flächenwachsthume der Zellhaut beruht.

So werden auch bei diesen Pflanzentheilen die im Längenwachsthume begriffenen Zellen, sobald ihre Achsen aus der Lothlinie abgelenkt sind, durch die Schwerkraft zu einem ungleichseitigen Wachsthume veranlasst, bis dadurch die Achsen wieder in die Verticale zurückgekehrt sind.

VI. Bewegungen, welche auf der Massengravitation des sich bewegenden Pflanzentheiles beruhen.

Nicht alle abwärts gekehrten Pflanzentheile verdanken ihre Richtung dem im Vorstehenden dargelegten Wachsthumsprocesse der sie zusammensetzenden Zellen; einige dieser Bewegungen sind rein physikalischer Natur; sie beruhen darauf, dass der in Bewegung gerathende Pflanzentheil durch sein eigenes Gewicht abwärts gezogen wird und dass seine Biegsamkeit hinreichend gross ist, um diese Bewegung zu gestatten. Alle solche Pflanzentheile müssen ihre Krümmung sofort nach der entgegengesetzten Seite hin ändern, wenn sie um 180° umgedreht werden. Sehr wesentlich fördernd für die Herstellung solcher Richtungen, namentlich der in manchen Fällen genau senkrecht abwärts verlaufenden, wird der oben (p. 25) experimentell dargelegte Vorgang haben müssen, dass bei gleichbleibender Belastung eines biegsamen Pflanzentheiles eine fortdauernde Steigerung der Krümmung desselben stattfindet, ein Vorgang, der offenbar auf alle diese Erscheinungen seine Anwendung finden muss. Davon kann man sich bei jener Umkehrung derartiger Sprosse überzeugen, insofern man dabei den Pflanzentheil Anfangs noch nicht die vollständige Krümmung, welche vorher nach der anderen Seite hin herrschte, annehmen sieht, dieselbe vielmehr erst nach einiger Zeit wieder völlig erreicht findet. In der Regel werden aber für die Bewegung noch günstigere Umstände herrschen, weil die Belastung in Folge des Zuwachses an der Spitze stetig grösser wird. Dem kann jedoch andererseits wieder eine fortwährende Steigerung der Steifigkeit, eine Abnahme der Biegsamkeit der sich ausbildenden an der Krümmung betheiligten Theile entgegenwirken. Und von der Grösse dieser einzelnen Momente wird es im gegebenen Falle abhängen, wie weit sich die pendulirende Richtung der Verticale nähert. Entschieden hierher gehörige Fälle sind z. B. die Inflorescenzen von *Cytisus*

Laburnum, *Robinia Pseud-Acacia*, die männlichen und weiblichen Inflorescenzen von *Platanus*, *Populus* und vieler anderer Amentaceen, die Fruchtstände von *Carex Pseudocyperus*, sowie die fruchttragenden Inflorescenzen vieler Gramineen, überhaupt bei Fruchtstielen in weiter Verbreitung. Ferner gehören hierher die Sprosse trauernder Bäume, was bereits Hofmeister[1]) ausgesprochen hat; es darf hierbei jedoch eine wichtige Thatsache nicht übersehen werden. Beobachtet man die Entfaltung der Knospen von *Fraxinus excelsior var. pendula*, so zeigt sich, dass jeder Spross seine Anlagerichtung beibehält: es finden sich also um diese Zeit Sprosse von allen Richtungen: gerade aufrechte, wagerechte, schräg aufwärts, schräg abwärts und gerade abwärts gerichtete. Daraus geht hervor, dass weder die Schwerkraft noch das Licht einen Einfluss auf das Wachsthum dieser Sprossen ausüben kann, (wohl aber krümmen sich die Blattstiele deutlich aufwärts), während an den gleichalten Sprossen der Stammform der *Fraxinus excelsior* entschiedene Aufwärtskrümmung stattfindet. Dieser Indifferentismus der Zweige der Hängeesche gegen die Einwirkung der Schwerkraft und des Lichtes erklärt es, warum sich diese Pflanze verschieden von der Stammform verhält. Dazu kommt noch die Eigenthümlichkeit der Hängeesche, beträchtlich längere Sprosse zu entwickeln als die Stammform. Aehnlich steht es mit *Sophora japonica var. pendula* und wohl mit allen trauernden Baumvarietäten, deren Stammformen aufrechte Zweige besitzen. Auch die hängenden Zweige der *Betula alba*, der *Salix babylonica*, der *Larix europaea* verdanken offenbar ihre Richtung demselben Umstande.

1) Pringsh. Jahrb. III. p. 107.

VII. Aufwärtskrümmungen.

Da nach den vorstehenden Ergebnissen die durch die Schwerkraft verursachten Bewegungen einer grossen Anzahl sich abwärts krümmender Pflanzentheile activer Natur, nämlich die Folgen der eigenthümlichen Wachsthumsweise der einzelnen Zellen sind, so wird nun die Vermuthung nahe liegen, ob nicht die offenbar auch active, unter dem Einflusse der Schwerkraft in der entgegengesetzten Richtung erfolgende Bewegung der meisten Stengel, Blattstiele etc. nicht auch auf der analogen, aber entgegengesetzten Grunderscheinung beruht.

Zunächst wollen wir uns an einem Phantome die Forderungen klar machen, welche sich aus Hofmeister's Erklärungsweise der Aufwärtskrümmung horizontal gestellter Sprosse mit Nothwendigkeit ergeben, und darnach zusehen, ob die Natur diesen Forderungen auch wirklich entspricht. Stellen wir uns vor, es sei eine in Cylinderform gewundene metallene Spiralfeder in einen geraden Kautschukschlauch gesteckt worden, welcher kürzer ist als die sich selbst überlassene Spiralfeder. Die Enden von Spiralfeder einerseits und Kautschukschlauch andererseits seien aber in feste gegenseitige Verbindung gebracht worden. Dann wird sich zwischen beiden Theilen ein Gleichgewichtszustand herstellen, derart dass der Kautschukschlauch passiv gedehnt, die Spiralfeder in ihrem Ausdehnungsstreben gehemmt ist, dass ersterer eine etwas grössere, letztere eine etwas geringere Länge besitzt, als jeder sich selbst frei überlassen einnehmen würde. Diese Vorrichtung entspricht hinsichtlich der Spannungsverhältnisse vollständig einem Stengelorgane: die Spiralfeder würde das Mark, der Kautschukschlauch die peripherischen Gewebe (Epidermis, Rinde und Gefässbündel) bedeuten. Stellen wir nun diese Vorrichtung horizontal und denken uns, dass die Dehnbarkeit des nach unten gekehrten Theiles

des Kautschukschlauches zunimmt, derart, dass derselbe bei gleicher dehnender Kraft eine grössere Länge als die übrigen Theile annehmen würde, so muss sich der Cylinder in einem nach oben geöffneten Bogen aufrichten. Nehmen wir jetzt die Vorrichtung auseinander, so muss sich die Spiralfeder unter Verlängerung gerade strecken; aber auch der Kautschukschlauch muss, und zwar unter Verkürzung, eine gerade Richtung annehmen, weil ein Streifen elastischer Substanz seine ursprüngliche, im nicht gedehnten Zustande vorhandene Länge nicht verändern wird, wenn seine Ausdehnbarkeit sich steigert. Jeder den Kautschukschlauch bildende Längsstreifen wird daher gerade Richtung und dieselbe Länge wie alle übrigen annehmen müssen.

Hofmeister hat nun aber nur berichtet [1], dass das aus aufgerichteten Sprossen frei präparirte Mark unter Verlängerung sich gerade strecke, die nach den vorstehenden Betrachtungen nöthigen Angaben über die übrigen Gewebstheile ist er schuldig geblieben; seine Erklärungsweise ist daher als eine nicht begründete zu betrachten, denn eine Geradestreckung des isolirten Markes ist offenbar auch bei ganz anderer Mechanik der Bewegung denkbar.

Der Sachs'schen Vorstellung gemäss haben wir uns jedoch zu denken, dass die untere Seite des Kautschukschlauches wirklich länger wird als die obere. Auch in diesem Falle muss jene Vorrichtung an der Oberseite concav werden. Die befreite Spiralfeder wird auch in diesem Falle unter Verlängerung sich gerade strecken, der isolirte Kautschukschlauch aber seine Aufwärtskrümmung beibehalten müssen, allein nur im unverletzten Zustande: schneiden wir den oberen und den unteren Streifen heraus, so müssen sich beide gerade strecken, der erstere wird geringere, der letztere grössere Länge besitzen. Sachs hat nun zwar, wenigstens für einige Fälle, die Geradestreckung des isolirten Markes berichtet, auch gezeigt, dass die passiv gedehnten Gewebe der Unterseite in der That auch im isolirten Zustande eine grössere Länge besitzen als die der Oberseite [2], allein über die Richtungen dieser Theile

---

1) Pringsh. Jahrb. III. p. 88.

2) l. c. p. 507, 508.

nach dem Isoliren fehlen die erforderlichen Angaben. Auch seiner Erklärungsweise mangelt daher die hinlängliche Begründung: aus seinen Angaben allein würden sich mehr als eine Erklärungsweise der Mechanik jener Bewegungen bilden lassen.

Unsere Aufgabe wird es daher zunächst sein, zu entscheiden, ob den Forderungen der HOFMEISTER'schen und der SACHS'schen Erklärungsweise wirklich entsprochen wird. Bei den im Folgenden mitgetheilten Versuchen wurden abgeschnittene Stengel der bezeichneten Pflanzen im dunkeln, mit Wasserdunst gesättigten Raume horizontal aufgestellt, indem sie an dem abgeschnittenen Ende mit feuchter Erde bedeckt wurden. Nur die Versuchspflanzen von *Phaseolus multiflorus* wurden gleich in den Töpfen, in denen sie erzogen waren, dem Versuche unterworfen. Nach 4—24 Stunden war die Aufwärtskrümmung eingetreten; sobald dies geschehen, oft noch ehe die Bewegung völlig beendigt war, wurden die Stengel untersucht. In allen Fällen waren die vor dem Versuche an den Stengeln angebrachten farbigen Theilstriche nach erfolgter Bewegung weiter auseinandergerückt. Die Aufwärtskrümmung erfolgte also stets nur indem sich die Theile gleichzeitig verlängerten. Von jeder Pflanze sind auch die Längen und Krümmungen der isolirten Gewebe eines geraden Stengels beigesetzt.

Phaseolus multiflorus.

Keimpflanzen mit dem ersten entwickelten Internodium.

Gerader Stengel.

	Unverletzter Stengel.	Isolirte Rinde-Gefässbündellage.	Isolirtes Mark.
Länge [1].	13,5	13,2	13,9
Krümmung nach aussen.		40—100°	

1) Die Längenzahlen der folgenden Tabellen bedeuten Pariser Linien.

Aufwärtsgekrümmter Stengel.

	Unverletzter Stengel. Oberseite.	Mittellinie.	Unterseite.	Isol. Rinde-Gefässbündellage der Oberseite.	Isolirtes Mark.	Isol. Rinde-Gefässbündellage der Unterseite.
Nr. 1. Länge.	21	21,7	22,5	21	22,8	22
Nr. 1. Krümmung aufwärts.		105⁰		125⁰	105⁰	70⁰
Nr. 2. Länge.	16,4	17,3	18	16,4	17,9	17,2
Nr. 2. Krümmung aufwärts.		80⁰		100⁰	40⁰	60⁰

Phaseolus nanus.

Keimpflanzen mit entwickeltem hypokotylen Stengelglied.

Gerader Stengel.

	Unverletzter Stengel.	Isolirte Rinde-Gefässbündellage.	Isolirtes Mark.
Länge.	20,7	20,3	21,2
Krümmung nach aussen.		50⁰	

Aufwärtsgekrümmter Stengel.

	Unverletzter Stengel. Oberseite.	Mittellinie.	Unterseite.	Isol. Rinde-Gefässbündellage der Oberseite.	Isolirtes Mark.	Isol. Rinde-Gefässbündellage der Unterseite.
Nr. 1. Länge.	26	27	28,5	25,7	27,7	28,2
Nr. 1. Krümmung aufwärts.		72⁰		110⁰	72⁰	60⁰
Nr. 2. Länge.	22,7	24,2	26	22,3	25	25,8
Nr. 2. Krümmung aufwärts.		120⁰		180⁰	66⁰	110⁰

Senecio Kitaibelii.

1/2 Fuss lange obere Enden nicht blühender Stengel.

Gerader Stengel.

	Unverletzter Stengel.	Isolirte Rinde-Gefässbündellage.	Isolirtes Mark.
Länge.	70,7	70	73
Krümmung nach aussen.		126°	

Aufwärtsgekrümmter Stengel.

		Unverletzter Stengel. Oberseite.	Unverletzter Stengel. Mittellinie.	Unverletzter Stengel. Unterseite.	Isol. Rinde-Gefässbündellage der Oberseite.	Isolirtes Mark.	Isol. Rinde-Gefässbündellage der Unterseite.
Nr. 1.	Länge.	56,4	57,5	58,7	55,6	58,8	57,3
	Krümmung aufwärts.		75°		138°	75°	0°
Nr. 2.	Länge.	53	54,3	55,4	52,9	55,8	55,3
	Krümmung aufwärts.		79°		112°	79°	20°

Taraxacum officinale.

Blüthenschäfte mit noch geschlossenen Blüthenköpfchen, in verschiedenen Entwickelungsstadien (vergl. die Längen der unverletzten Stengel).

Gerader Stengel.

	Unverletzter Stengel.	Isolirte Rinde-Gefässbündellage.	Isolirtes Mark.
Länge.	9	8,7	9,3
Krümmung nach aussen.		30°	

Aufwärtsgekrümmter Stengel.

		Unverletzter Stengel. Oberseite.	Mittellinie.	Unterseite.	Isol. Rinde-Gefässbündellage der Oberseite.	Isolirtes Mark.	Isol. Rinde-Gefässbündellage der Unterseite.
Nr. 1.	Länge.	8,1	9,1	10,7	7,6	9,7	10,2
	Krümmung aufwärts.		180°		220°	174°	155°
Nr. 2.	Länge.	12,7	13,9	15,1	12,6	14,4	14,9
	Krümmung aufwärts.		126°		180°	105°	90°
Nr. 3.	Länge.	26,7	27,7	28,6	26,6	28	28,6
	Krümmung aufwärts.		113°		180°	113°	0°

Sambucus nigra.

Gerader Spross.

	Unverletzter Spross.	Isolirte Rinde-Gefässbündellage.	Isolirtes Mark.
Länge.	27,2	27	27,8
Krümmung nach aussen.		20°	

Aufwärtsgekrümmter Spross.

	Unverletzter Spross. Oberseite.	Mittellinie.	Unterseite.	Isol. Rinde-Gefässbündellage der Oberseite.	Isolirtes Mark.	Isol. Rinde-Gefässbündellage der Unterseite.
Länge.	39,4	40,4	41,4	39,2	41,6	41,1
Krümmung aufwärts.		78°		90°	67°	57°

Ornithogalum pyrenaïcum.

Junge noch nicht blühende Blüthenschäfte.

Gerader Stengel.

	Unverletzter Stengel.	Isolirte peripherische Gewebe.	Isolirtes Mark [1].
Länge.	39,5	39	39,5 [2]
Krümmung nach aussen.		180°	

Aufwärtsgekrümmter Stengel.

		Unverletzter Stengel.			Isol. Rinde-Gefässbündellage der Oberseite.	Isolirtes Mark.	Isol. Rinde-Gefässbündellage der Unterseite.
		Oberseite.	Mittellinie.	Unterseite.			
Nr. 1.	Länge.	37,2	38,3	39,3	35,7	38,3 [2]	38
Nr. 1.	Krümmung.		94° aufw.		150° aufw.	94° aufw.	50° abw.
Nr. 2.	Länge.	50,2	51,5	52,7	48,7	51,5 [2]	51,4
Nr. 2.	Krümmung.		117° aufw.		260° aufw.	117° aufw.	50° abw.

Aus diesen Messungen erhellt auf den ersten Blick die vollständigste Analogie der Längen und Krümmungen der isolirten Gewebe aufwärtsgekrümmter Stengel mit den gleichen Verhältnissen abwärtsgekrümmter, mit Gewebespannungen ausgestatteter Organe, wie wir sie im Vorhergehenden kennen gelernt haben. Zunächst ist darauf hinzuweisen, dass in keinem Falle die isolirten passiv gedehnten Ge-

1) Die im Marke zerstreut stehenden Gefässbündel hindern dasselbe an seinem Ausdehnungsstreben nicht. Längsplatten aus dem Marke, welche nur an einer Seite mit einem Gefässbündel versehen sind, behalten, selbst im Wasser, gerade Richtung.

2) Die Länge des isolirten Markes ist hier sehr veränderlich je nach dem Wassergehalte. Unmittelbar nach der Operation zeigt es ungefähr die Länge des unverletzten Stengels; aber es verkürzt sich in diesem Zustande in wenigen Minuten um ein Beträchtliches. Mit Wasser benetzt dehnt es sich sogleich wieder bis zur ursprünglichen Länge und noch weiter aus.

webe der Ober- und Unterseite aufwärtsgekrümmter Sprosse diejenige Richtung besitzen, welche sie, aus geradegestreckten Organen freipräparirt, annehmen. Immer ist auch an diesen Theilen die Aufwärtskrümmung zum Ausdrucke gebracht: sie ist nur gesteigert oder geschwächt, je nachdem das betreffende Spanngewebe der concaven oder der convexen Stengelkante angehört, und zwar in dem Maasse als die isolirten Spanngewebe des geraden Stengels sich aussen concav krümmen. Auch überzeugte ich mich, dass die abgetragenen Spanngewebe, selbst der blosse Epidermisstreif der rechten und der linken Seite die Krümmung des unverletzten Stengels beibehalten, unter Hinzutreten der gewönhlichen Concavkrümmung an ihrer Aussenseite. Ingleichen behält auch das freipräparirte Mark die Krümmung des unverletzten Sprosses bei oder nimmt wenigstens nicht wieder die gerade Richtung ein, die es im nichtgekrümmten Zustande des Stengels zeigt. Die Thatsachen entsprechen also weder der Hofmeister'schen noch der Sachs'schen Erklärungsweise.

Wie bei den abwärtsgekrümmten Stengeln ist auch hier überall die Längendifferenz der isolirten sich gegenseitig spannenden Gewebe in der convexen Längshälfte kleiner als in der concaven. Dass dies auch hier eine aus der Krümmung des Ganzen folgende selbstverständliche Erscheinung ist, zeigt sich wiederum darin, dass die Längendifferenzen zwischen dem nicht isolirten und dem isolirten Zustande des Spanngewebes auf der oberen wie unteren Seite nahezu einander gleich sind (vgl. Tabellen). Das retardirte Längenwachsthum der passiv gedehnten Gewebe ist also auch bei dem Krummwachsen des Stengels nach oben ringsum ein gleichmässiges; die Gewebespannungen bleiben daher während dieses Wachsthumsprocesses erhalten. In demselben Maasse wie daher gerade Stengel ihre Längshälften nach aussen concav krümmen, mindert die convexe und steigert die concave Längshälfte eines aufwärts gekrümmten Stengels die im unverletzten Zustande vorhandene Krümmung. — Wenn das Längenwachsthum, während dessen die Krümmung erfolgt, ein sehr schwaches ist, so kann aus leicht ersichtlichen mathematischen Gründen das noch geringere der passiv gedehnten Gewebe der concav werdenden Seite wohl so gemindert sein,

dass eine Längendifferenz des unverletzten und des isolirten Zustandes dieser Gewebe der Beobachtung sich gänzlich entzieht (vergl. in der Tabelle *Phaseolus multiflorus*. Die Stengel hatten sich nämlich binnen 5 Stunden aufgerichtet und waren dabei nur um ca. 1‴ länger geworden). — Ist die Längendifferenz zwischen den isolirten Schwell- und Spanngeweben wenig erheblich, so kann am krummgewachsenen Stengel die beim Isoliren eintretende Verlängerung des Markes und die Verkürzung des peripherischen Gewebestreifens der convexen Seite noch nicht hinreichend sein, um die am unverletzten Stengel durch das Krummwerden herbeigeführte grössere Länge des letzteren Gewebes gegen das erstere wieder auszugleichen; das Spanngewebe der convexen Seite bleibt noch um ein weniges länger als das isolirte Mark (vergl. in der Tabelle *Phaseolus nanus* und *Taraxacum officinale*).

Auch für die Aufwärtskrümmung ist hiernach nur noch eine einzige Erklärung möglich, nämlich die, dass jedes einzelne aus der Verticale abgelenkte Gewebstheilchen bei seiner Verlängerung eine von seiner Unterseite nach der Oberseite hin abnehmende Intensität des Längenwachsthumes erfährt. — In vielen Fällen der vorstehenden Beobachtungen behält das isolirte Mark nicht vollständig die Krümmung des unverletzten Organes bei; bisweilen ist sie beträchtlich gemindert. Dies beweist nur, dass in solchen Fällen die Schwerkraft auf das Wachsthum der Markzellen einen schwächeren Einfluss ausübt, als in der nämlichen Zeit auf die Elemente der peripherischen Gewebe. Die letzteren sind daher als die wesentlich wirksamen zu betrachten, während das Mark oft bis zu einem gewissen Grade nur passiv in die neue Richtung hereingezogen wird. Die Vernachlässigung des Markes in dieser Beziehung harmonirt aber überhaupt mit seiner im Pflanzenreiche weit verbreiteten Eigenthümlichkeit, frühzeitig aus den Lebensfunctionen auszuscheiden: nicht allein dass seine Zellen zeitig saftleer und leblos werden, wird es in vielen Fällen (zahlreiche Kräuter) noch vor der Ausbildung des Stengels mehr oder weniger zerstört.

Ein Beispiel, in welchem das Mark schon in der frühesten Jugend zerstört und die Aufwärtskrümmung lediglich von den peripherischen Geweben vollzogen wird, bieten die hohlen Blätter von *Allium*arten.

Wie oben erwähnt, nimmt Hofmeister in diesem Falle die nachweislich zwischen Epidermis und Rindeparenchym herrschende Spannung zur Erklärung der Bewegungsmechanik zu Hülfe; ein aufwärts gekrümmtes Blatt von *Allium Cepa* strecke sich nach Ablösung der Epidermis gerade. Dieses Experiment ist bis zur Stunde nur ein einziges Mal, eben von Hofmeister angeblich, angestellt worden. Sachs [1]) hat es vergebens zu wiederholen versucht: es sei ihm nicht gelungen, diese Blätter in der erforderlichen Weise abzuhäuten. Es wird wohl Niemandem gelingen, der mit so alten Blättern experimentirt, wie sie im Hofmeister'schen Versuche angegeben sind. Wohl aber lässt sich an jungen Blättern von bis zu 2″ Länge die Epidermis mit Leichtigkeit abziehen, und da gerade diese Blätter die kräftigste Bewegung zeigen, so habe ich an solchen das Experiment mehrmals wiederholt: das aufgerichtete Blatt behielt nach Entfernung der Epidermis seine Richtung auf das Genaueste bei.

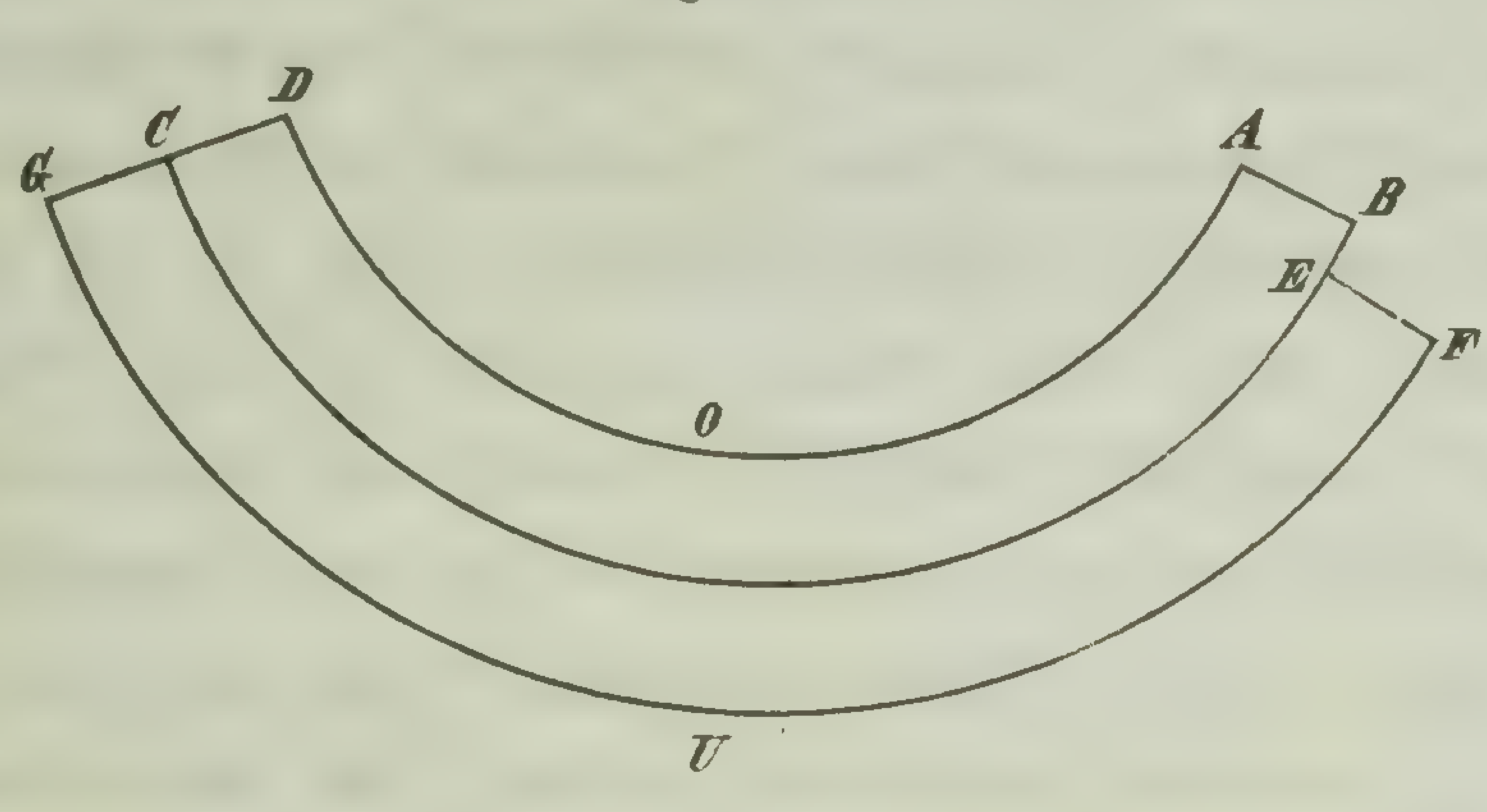
So sind also die Gewebespannungen durchaus unbetheiligt an der durch die Schwerkraft verursachten Aufrichtung aus der Verticale abgelenkter Stengel- und Blattorgane. Sie sind vielmehr lange Zeit geradezu das Hinderniss gewesen, welches sich der Erkennung der einfachen Wahrheit in den Weg stellte: die Aenderung der Gewebespannung in der convexen und concaven Längshälfte sich krümmender Pflanzentheile ist nicht die Ursache der Bewegung sondern die aus der gekrümmten Form des Ganzen mit mathematischer Nothwendigkeit sich ergebende Folge. — Dass in der That ein Längenwachsthum, welches so erfolgt, dass alle einzelnen Gewebselemente gleichsinnig eine ungleichseitige Verlängerung erfahren, vereinigt zu denken ist mit dem ringsum gleichmässig retardirten Wachsthume der passiv gedehnten Gewebe, also mit der fortdauernden Erhaltung der Gewebespannung, geht aus folgender Betrachtung hervor. In Fig. 2 *A* bedeute *A B C D* einen Markstreifen und *E F G C* den zugehörigen Rinde-Gefässbündelstreifen der unteren Längshälfte eines geraden horizontalgelegten Stengels, beide in den Längen, welche sie beim Isoliren annehmen würden. Jeder bestehe aus einer grossen Zahl kleiner Rectangeln (Zellen), welche

---

1) l. c. p. 505 Anmerkung.

sich alle in der Längsrichtung vergrössern, so dass das Ganze die grössere Länge der Fig. 2 *B* annimmt, so jedoch, dass ein jedes seine nach *U* zu gelegene Seite stärker verlängert als die nach *O* schauende.

Fig. 2 *B*.



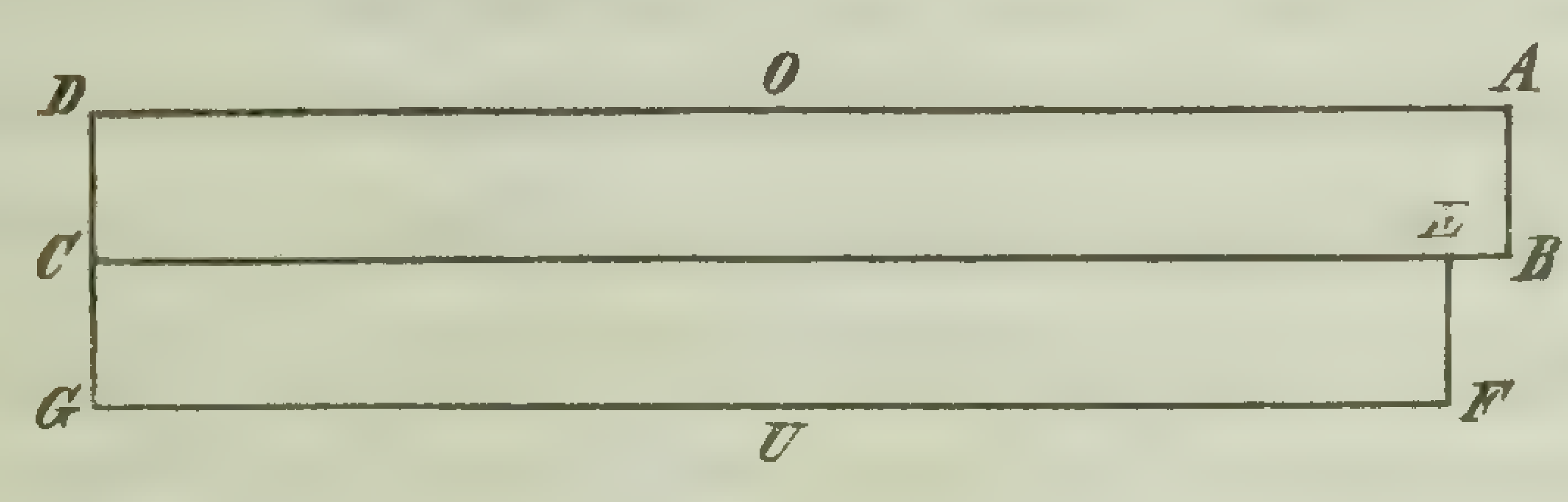


Fig. 2 *A*.

Das wird dieselbe Wirkung haben als wenn, wie der Kürze halber angenommen werden mag, die Seite *B C* länger als *A D*, und in dem nämlichen Verhältnisse *F G* länger als *E C* wird. Nun erleidet aber *E C*, insofern es die letzte Zellreihe der passiv gedehnten Gewebe darstellt, dieselbe Verlängerung wie *E C*, insofern es die erste Zellreihe des Markes bedeutet (oder wie *B C*, wenn beide Gewebe in innigem Verbande vorgestellt werden); folglich werden beide Streifen Bogen von gleicher Krümmung beschreiben müssen, wie in Fig. 2 *B*. Im natürlichen Verbande sind aber beide Streifen so verwachsen, dass *A B* und *E F* in einer Linie liegen, dass sich also beide Gewebe spannen, was hiernach in Fig. 2 *B* in gleicher Weise stattfindet, wie in Fig. 2 *A*. Dieselbe Betrachtungsweise lässt sich sofort auch auf die Spann- und Schwellgewebe der Oberseite übertragen.

Wenn die im Vorhergehenden gegebene Erklärung der Aufwärtskrümmung richtig ist, so muss diese Bewegung auch unter Umständen

eintreten, unter welchen die nach der Hofmeister-Sachs'schen Theorie für die Bewegung erforderliche Vertheilung von Spann- und Schwellgeweben aufgehoben ist: wenn die Organe der Länge nach halbirt so in horizontale Stellung gebracht werden, dass die eine Schnittfläche nach unten, die andere nach oben gekehrt ist. An Strünken von Hutpilzen sah Hofmeister unter diesen Umständen in jeder Lage der Längshälften dieselben sich aufwärts krümmen, und er gab daher, wie oben erwähnt, für diesen Fall, welcher in seine Theorie nicht passte, eine besondere Erklärung, wonach die Schwerkraft auf die in don Membranen jeder einzelnen Zelle angenommenen Spannungen einwirken soll. Die Erscheinung lässt sich jedoch auch an Stengeln mit gleicher Evidenz hervorrufen. Bei den folgenden Versuchen wurden in Töpfen erzogene Keimpflanzen von *Phaseolus multiflorus*, an welchen das erste auf die Cotyledonen folgende Internodium entwickelt war, der Länge nach bis zu der Stelle, an welcher sie aus dem Boden ragten, in zwei Hälften aufgespalten und darauf mit den Töpfen im finstern Raume so aufgestellt, dass die Ebene, in welcher der Schnitt geführt worden war, horizontal stand. Von den übrigen Versuchspflanzen wurden abgeschnittene Stengel in zwei Hälften getheilt und letztere, am älteren Ende fixirt, im dunkeln mit Wasserdunst gesättigten Raume horizontal so aufgestellt, dass die Schnittfläche der einen aufwärts, die der anderen abwärts gekehrt war. Die auswärts gekrümmten oberen und unteren Längshälften waren also beim Beginne des Versuches in gleichen Winkeln gegen die Horizontale aufwärts und abwärts gekehrt. Nach einiger Zeit war die Krümmung der oberen Längshälften gesteigert, die der unteren nicht nur ausgeglichen, sondern in die entgegengesetzte, also aufwärts gerichtete übergeführt, wie folgende Zahlen veranschaulichen.

	Auswärtskrümmung[1] der Hälften des in der Horizontalebene gespaltenen, horizontal stehenden Stengels.	Aufwärtskrümmung[1]		Dauer d. horizontalen Aufstellung bis zur Vornahme der Messung.
		der Unterhälfte.	der Oberhälfte.	
1. *Phaseolus multiflorus*, erstes Internodium, $1^1/_3''$ lang.	90°	75°	100°	5 Stund.
2. do., 2″ lang.	43°	110°	80°	24 »
3. do., 2″ lang.	65°	100°	105°	24 »
4. *Ornithogalum pyrenaïcum*, junger noch nicht blühender Blüthenschaft mit abgeschnittener Inflorescenz. Die Krümmungen traten im $1^1/_2''$ langen jungen Ende ein.	37°	50°	68°	24 »
5. *Sedum Forsteri*, entblätterter Stengel. Krümmungen im 2″ langen jungen Ende.	Fast 0°	50°	50°	24 »
6. *Sonchus oleraceus*. Stengel mit noch nicht entwickelten Blüthen[2]. Krümmungen im $2^1/_2''$ langen jungen Theile.	45°	130°	95°	24 »

In allen diesen Fällen nahm also die Mittellinie des Markes das eine Mal die Concavität, das andere Mal die Convexität des gekrümmten Theiles ein. Für die Hofmeister-Sachs'sche Theorie ist natürlich hier kein Raum.

Bei ausgedehnteren Beobachtungen wird man sicher auch viele der Aufwärtskrümmung fähige Pflanzentheile auffinden, deren Gewebe so gut wie spannungslos sind. Zahlreiche *Sedum*arten werden z. B. hier

1) Die Krümmungszahlen drücken die Grade der zu den Bogen gehörigen Centriwinkel aus.

2) Die Höhle der Stengel nimmt nur einen kleinen Raum ein; das Mark ist zum grössten Theile erhalten, ein kräftiges Schwellgewebe darstellend.

zu nennen sein. Der wesentliche Theil der Stengel dieser Pflanzen besteht aus Rindeparenchym, im Centrum liegt der kleine, ein wenigzelliges Mark einschliessende Gefässbündelring. Werden gerade Stengel der Länge nach halbirt oder in mehrere Längsplatten zerspalten, so behalten die Theilstücke gerade Richtung oder krümmen sich doch kaum merklich auswärts; die Gewebe können daher in keiner gegenseitigen Spannung sich befinden. Dennoch zeigen die Stengel dieser Pflanzen eine sehr energische Aufrichtung aus der horizontalen Lage. Stengelorgane mit sehr verkürzten Internodien, in denen sich wegen des geringen Längenwachsthumes Gewebespannungen nur wenig oder nicht entwickeln können, werden in dieser Beziehung für weitere Beobachtungen zu empfehlen sein.

Dass wir auch bei diesen Bewegungen den durch die Schwerkraft inducirten Wachsthumsmodus auf jede einzelne Zelle zu übertragen haben, ergiebt sich einfach aus der Thatsache, dass auch einzellige Organe diese Bewegung zeigen. Nach Hofmeister[1]) krümmen sich die einzelligen Stengel der *Nitella* aufwärts, wenn sie aus der Verticale abgelenkt worden sind; ebenso die einzelligen Träger der Sporangien von *Mucor Mucedo*. Unter diesen Umständen würden zwei Erklärungen möglich sein: entweder kann bei der Verlängerung der Zelle die dem Erdmittelpunkte zugekehrte Längswand ein stärkeres Flächenwachsthum in longitudinaler Richtung als die gegenüberliegende erleiden, oder es könnte durch Aenderung der Spannung zwischen den äusseren und inneren Schichten der Zellhaut, nach Analogie der Vorstellung, welche Hofmeister und Sachs von der Betheiligung der passiv gedehnten und der schwellenden Gewebe an der Aufwärtskrümmung des Stengels sich gebildet hatten, eine stärkere Verlängerung jener Zellwand erzielt werden. Allein da für eine derartige Einwirkung der Schwerkraft auf die passiv gedehnten und die schwellenden Theile der Haut der einzelnen Zelle[2]) bis zur Stunde auch nicht der Versuch eines

---

1) Pringsh. Jahrb. III. p. 80. — Pflanzenzelle p. 286.

2) Nicht einmal die Existenz einer solchen Spannung in den Häuten jeder einzelnen Zelle eines vielzelligen der Aufwärtskrümmung fähigen Pflanzentheiles ist erwiesen. Wenn aufgeschnittene Zellen der *Nitella* durch das Klaffen der Wund-

Nachweises gemacht worden ist, so ist es auch nicht meine Aufgabe, diese Ansicht zu widerlegen, und so wenig Jemand daran zweifelt, dass z. B. die *Closterium*zelle ihre gekrümmte Gestalt einem stärkeren Flächenwachsthume der convexen im Gegensatze zur concaven Längswand verdankt, so wenig wird man nach den vorstehenden Untersuchungen sich veranlasst sehen können, an einen anderen als diesen Vorgang bei der Aufwärtskrümmung ein- wie vielzelliger pflanzlicher Gebilde zu denken. Nur die Frage könnte noch aufgeworfen werden, ob es auch hier wie bei den sich abwärts krümmenden Pflanzentheilen feste Zellstoffmolecüle sind, deren Einlagerung die stärkere Verlängerung der convex werdenden Zellwand hervorbringt, oder ob es nur Wassermolecüle sind, ob also die grössere Länge der einen Wand durch erhöhte Wasserimbibition zu Stande kommt; dies um so mehr, als Hofmeister [1]) den eigentlich materiellen Vorgang bei der Bewegung in einer Aenderung des Imbibitionsvermögens gewisser Zellhäute sucht, wodurch die nach seiner Theorie für die Bewegung erforderliche Spannungsänderung erzeugt würde. Werden verticale Längsschnitte aus sich aufrichtenden Stengeln in concentrirte Zuckerlösung gelegt, so verändern sich die Richtungen derselben nicht. Würden die letzteren eine Folge von Aenderungen des Wassergehaltes gewisser Zellhauttheile sein, so müssten sie sich in diesem Falle wieder ausgleichen, ebenso wie die oben im zweiten Capitel beschriebenen Krümmungen (p. 18), welche wirklich auf einem verschiedenen Gehalte an Imbibitionswasser in den ein- und auswärts gekehrten Längswänden der Zellen beruhen. Die eingelagerte Substanz kann also hier nur fester Zellstoff sein, der Vorgang beruht auf einem wirklichen Flächenwachsthume der Zellhaut.

---

ränder eine Spannung in ihren Membranen bekunden, so folgt daraus nicht, dass der gleiche Zustand in den Häuten der Zellen jener Organe obwaltet. Andere einzellige Gebilde, z. B. die *Vaucheria*, zeigen beim Aufschneiden ein solches Verhalten entschieden nicht. —

1) Pflanzenzelle p. 288.

VIII. Die Schwerkraftwirkungen in Bezug auf die Lage des Unten und Oben der Pflanze.

In den vorhergehenden Abschnitten ist gezeigt worden, wie die Zellen der unter dem Einflusse der Schwerkraft sich krümmenden Pflanzentheile, sobald ihre Achse aus der Lothlinie abgelenkt wird, entweder die erdwärts oder zenithwärts schauende Längswand stärker verlängern und dadurch das Fliehen oder das Hinstreben des Pflanzentheiles nach dem Erdmittelpunkte zu Stande bringen. Man sollte hiernach erwarten, dass eine Richtungsveränderung unterbliebe, wenn Stengel oder Wurzeln in verkehrte, aber genau senkrechte Stellung gebracht werden, während die Fixation an der gewöhnlichen Stelle stattfindet. Wigand[1]) suchte eine absolut genau verticale Stellung an umgekehrten Wurzeln keimender Samen von *Brassica Napus* und *Lepidium sativum* dadurch herzustellen, dass er dieselben an einem hängenden Keimboden zunächst eine vermeintlich genau verticale Richtung nach abwärts annehmen liess und darauf den aufgehängten Keimboden so umkehrte, dass die Wurzeln genau in die frühere Richtung aber nach oben kamen. Trotzdem krümmten sich sämmtliche Würzelchen nach einiger Zeit mit der Spitze und zwar nach verschiedenen Seiten abwärts. Analog verhalten sich Stengelorgane, sie krümmen sich aus senkrecht abwärts gerichteter verkehrter Stellung aufwärts. Bei Stengeln würde die Herstellung einer genauen Verticalrichtung der wachsthums- und krümmungsfähigen Strecke noch bei weitem schwieriger sein als bei Wurzeln, weil bei ersteren diese Strecke viel länger ist als bei diesen. Aber selbst wenn es bei beiderlei Organen möglich wäre, so würde doch der Erfolg nicht der theoretischen Forderung entsprechen

1) l. c. p. 134.

können, weil wohl bei keinem Wurzel- und Stengelorgane das Längenwachsthum ein fortdauernd ringsum absolut gleichmässiges sein wird, so dass nicht fortwährend kleine Abweichungen von der geraden Richtung stattfinden müssten. Sobald aber nur eine geringe Ablenkung von der Verticale eintritt, wird sofort die Schwerkraft in der Zelle einen Angriffspunkt für ihre Einwirkung finden, und es ist so der Anfang der Bewegung gegeben, welche nun fortwährend den Pflanzentheil in für ihren Fortgang immer günstigere Stellungen bringen muss. Ebenso wird auch an den in normaler Stellung befindlichen Wurzeln und Stengeln die Schwerkraft fortwährend ihren Einfluss auszuüben bestrebt sein, sobald sich beim Wachsthume oder durch andere Dinge veranlasst eine Ablenkung aus der senkrechten Richtung ergiebt; hierbei wird aber der Erfolg nicht eine Entfernung aus der ursprünglichen Richtung, sondern eine Wiederherstellung derselben sein.

Bei diesen Richtungsveränderungen wird immer nur derjenige Theil eine wirkliche Bewegung erfahren, welcher überhaupt seinen Ort verändern kann, während der fixirte Theil an seinem Orte verbleiben muss. Daher wird bei einer an den Cotyledonen oder am Wurzelhalse fixirten Keimpflanze das Wurzelende, bei am unteren Theile fixirten Stengeln der obere freie Theil derselben im Raume fortbewegt werden, gleichgültig welche Stellungen die Pflanzen gegen den Horizont einnehmen, wie alle bisher besprochenen Fälle zeigen. Es fragt sich nun aber, welches der Erfolg sein wird, wenn die Fixation an dem Theile vorgenommen wird, der bisher der bewegliche war, und der bisher fixirte zum beweglichen gemacht wird.

An einem engen Glasröhrchen wurde ein verkehrt konisches Ende von solcher Weite hergestellt, dass die Spitze der Wurzel einer Erbsenkeimpflanze gerade hineinpasste, und die Glasröhre in schräg aufrechte Stellung gebracht. Eine Erbsenkeimpflanze mit etwa $^1/_2''$ langer Wurzel wurde durch Wegschneiden des grössten Theiles der Cotyledonen möglichst leicht gemacht. Dadurch war es möglich sie in jener Vorrichtung in aufrechter Stellung zu erhalten, während ihre Wurzelspitze allein unterstützt war, indem dieselbe etwa 1''' weit in der konischen Röhrenmündung steckte. Die Vorrichtung wurde im dunkeln mit Wasserdunst

gesättigten Raume aufgestellt. Nach mehreren Stunden war das Wurzelende an der krümmungsfähigen Stelle, welche noch ausserhalb der Glasröhre sich befand, in einem nach unten geöffneten Bogen gekrümmt, so dass der ältere Wurzeltheil mit den Cotyledonen abwärts bewegt worden war. Das Experiment wurde mehrmals mit demselben Erfolge wiederholt. Ich möchte jedoch diesen Versuchen für unseren Zweck keinen allzugrossen Werth beilegen, weil hierbei offenbar auch das Gewicht des oberhalb der krümmungsfähigen Wurzelstrecke liegenden Theiles der Keimpflanze, der trotz der fast gänzlichen Entfernung der Cotyledonen immer noch eine ansehnliche Last darstellte, die biegsame Wurzel bis zu einem gewissen Grade zu einer Krümmung veranlassen konnte, welche durch Wachsthum hinterher dauernd gemacht werden konnte.

In dem Korke einer Glasbüchse wurde ein in dieselbe herabhängender Faden angebracht, und am unteren Ende des letzteren die Wurzelspitze einer Erbsenkeimpflanze so befestigt, dass dieselbe in verkehrter Stellung frei im wasserdunsthaltigen Raume des Glasgefässes aufgehängt war. Die Befestigung geschah nur an dem äussersten durchscheinenden konischen Theile der Wurzelspitze. Zu diesem Behufe wurde das Ende des Fadens in seine einzelnen Fasern aufgezupft; in dieses Faserbüschel wurde die mit einer geringen Menge rasch trocknenden Lackes benetzte Wurzelspitze von unten hineingeschoben, und durch einen in Knotenform umgeschlungenen dünnen Faden das Faserbüschel mit der Wurzel an der genannten Stelle in feste Verbindung gebracht. An der Wurzel wurde 2‴ hinter der Befestigungsstelle eine Marke als schwarze Querlinie aufgetragen. Die Vorrichtung befand sich im dunkeln Raume. Nach Verlauf von 15 Stunden, während welcher Zeit die Entfernung der Marke vom Befestigungspunkte 4,7‴ lang geworden war, hatte die Wurzel an ihrer Spitze die in Fig. 9 wiedergegebene Krümmung in einem nach abwärts geöffneten Bo en beschrieben. Sie hatte hierbei also ihren Befestigungspunkt als Stützpunkt benutzt und auf diesen, gleichwie auf eine undurchdringliche Unterlage sich aufstemmend ihren ganzen übrigen Theil in einem Bogen emporgehoben. — Um nun aber auch diese Drehung um

den Befestigungspunkt unmöglich zu machen, wurde die nämliche Vorrichtung dahin abgeändert, dass der Aufhängefaden in seinem unteren Theile durch eine enge Glasröhre von 9''' Länge gezogen wurde, so dass die Wurzelspitze an der Befestigungsstelle unbeweglich in der knapp passenden Glasröhre eingeschlossen war. Nach 7 Stunden hatte sich die Strecke zwischen der Befestigungsstelle und der angebrachten Marke von 2''' auf 4''' verlängert, ohne dass eine Richtungsänderung eingetreten war. Nach weiteren $7^1/_2$ Stunden hatte ich jedoch denselben Erfolg wie beim ersten Experimente erzielt, wie es Fig. 10 verdeutlicht; nur war hier der Stützpunkt, um welchen die Wurzelspitze sich zu drehen begann, an das entgegengesetzte Ende der Glasröhre, wo der Faden dieselbe verliess, verlegt worden, weil an dem anderen Ende die Wurzelspitze unbeweglich mit der Röhre verbunden war. In dieser Vereinigung mit der Glasröhre konnte natürlich die Keimpflanze aus statischen Gründen nicht in senkrechter Richtung verbleiben. Diese beiden Experimente veranschaulichen ausserdem wiederholt die Unzulässigkeit der Hofmeister'schen Erklärungsweise der Schwerkraftbewegungen der Wurzelspitzen. — Es wurde nun endlich auch die Glasröhre in unbewegliche Verbindung mit dem Korke gebracht. Während einer 12stündigen Versuchsdauer war das Anfangs 2''' lange Endstück der Wurzelspitze unterhalb der Befestigungsstelle auf 7''' angewachsen, ohne dass bis dahin die geringste Richtungsänderung eingetreten war; kurz darauf aber fiel die Pflanze herunter, da sie ihre Befestigung von selbst gelöst hatte; und es ist nicht zu zweifeln, dass diese Befreiung ein Erfolg der fortdauernden Anstrengungen war, welche die Wurzelspitze gemacht hatte, um die ihr eigenthümliche Bewegung vorzunehmen. Darauf wies auch der Umstand hin, dass kurze Zeit nach dem Herabfallen der Pflanze die Umkrümmung der Wurzelspitze sich einstellte, wie es bei einer auf horizontaler undurchdringlicher Unterlage entwickelten Pflanze, deren Wurzelspitze es nicht zu einer Krümmung gebracht hat, der Fall ist, sobald sie aus dieser Lage erlöst wird (vgl. p. 32).

Werden abgeschnittene Stengelorgane, die sich durch leichte Aufwärtskrümmung auszeichnen, z. B. noch nicht blühende Blüthenschäfte von *Taraxacum officinale* in aufrechte Stellung gebracht, aber am

oberen Ende, also an den Blüthenköpfen fixirt, während das untere Ende frei beweglich bleibt, so tritt nach einiger Zeit eine Hebung des Stengels in einem nach oben geöffneten Bogen ein, derart dass das untere Ende in verkehrt senkrechte Stellung gelangt. Auf diese Weise würde es offenbar auch möglich sein, den unteren Theil einer ganzen Pflanze in die umgekehrte Stellung zu versetzen, wenn die Last dieser Theile nicht die aufwärts krümmende Kraft des schwachen oberen Stengels überträfe.

Endlich kann man Stengelorgane auch an ihren oberen Theilen fixiren, sie aber dabei in verkehrte Stellung bringen — der analoge Versuch wie bei der verkehrt stehenden an ihrer Spitze befestigten Wurzel. Abgeschnittene noch nicht blühende Blüthenschäfte von *Taraxacum officinale* wurden auf einer Unterlage von feuchtem Sande in verticaler Richtung verkehrt aufgestellt, indem die Blüthenköpfe mit Sand bedeckt wurden. Der Erfolg glich dem des analogen Versuches mit der Wurzel: der dem Blüthenkopfe zunächst liegende noch in die Länge wachsende Stengeltheil suchte einen aufwärts geöffneten Bogen zu beschreiben, indem die Inflorescenz um ihren Stützpunkt gedreht und der nach oben weisende ältere Theil des Schaftes etwas aus der verticalen Richtung abgelenkt wurde.

Welche der vier möglichen Combinationen zwischen der Lage und der Fixirung des Oben und Unten wir also auch herstellen mögen, immer sehen wir den Stengel wie die Wurzel diejenigen Krümmungen vornehmen, welche mittelst der oben gefundenen Wachsthumsgesetze sich vorhersagen lassen. Ueber allen diesen Organen herrscht also mit unabänderlicher Strenge einzig und allein jenes Gesetz, nie erfolgen diese Erscheinungen etwa nach einem Zweckmässigkeitsprincipe, welches sich einem exacten Naturgesetze entziehen würde. Denn wir können ja sogar kraft jener Gesetze die Organe zu Bewegungen veranlassen, die der Pflanze zu entschiedenem Nachtheile gereichen: so konnte die sich krümmende Wurzelspitze den ganzen über ihr liegenden und rücksichtlich seiner Functionen auf diese Stellung nothwendig angewiesenen Theil der Keimpflanze in die gerade entgegengesetzte Richtung versetzen, und so vermochte der Stengel seinen unteren für ein Leben am

oder im Boden bestimmten Theil frei in die Luft emporzuheben. — An den in ihren natürlichen Verhältnissen belassenen Pflanzen wirken allerdings jene Gesetze immer dahin, den Organen diejenigen Richtungen zu ertheilen, die zur Vollziehung ihrer Lebensfunctionen nothwendig sind. In dieser Dienlichkeit der über den lebenden Wesen waltenden Gesetze für deren Existenz selbst liegt eben die Vollkommenheit der Natur; diese zu erklären, reicht unsere Forschung nicht hin.

IX. Geotropismus. — Positiver und negativer Geotropismus.

Die Bewegungen von Pflanzentheilen gegen den Erdmittelpunkt sind nach dem Vorstehenden mit Ausnahme der nach statischen Gesetzen sich herstellenden pendulirenden Richtungen schlaffer und stark belasteter Stengeltheile durchaus ebenso activer Natur, wie die unter dem Einflusse der Schwerkraft erfolgenden Aufwärtskrümmungen. Die durch die Schwerkraft veranlassten Bewegungen sind daher ebenso eine Lebenserscheinung der Pflanze wie die durch das Licht verursachten der Lichtquelle zu- oder abgewendeten Bewegungen pflanzlicher Organe. Bezeichnen wir nun die Fähigkeit eines Pflanzentheiles durch die Schwingungen des Lichtäthers zu einer Bewegung in der Richtung der Lichtstrahlen (oder der Resultirenden aller einfallenden Lichtstrahlen) veranlasst zu werden, mit dem Namen des Heliotropismus, so werden wir nothwendig das Vermögen, unter dem Einflusse der Schwerkraft eine analoge Bewegung vorzunehmen, mit dem Ausdrucke Geotropismus belegen müssen. Und wie beim Heliotropismus, so wird auch hier die Bezeichnung positiv und negativ auszudrücken haben, ob die Bewegung dem Bewegungserreger zu- oder abgewendet ist.

Wie es Pflanzentheile giebt, welche das Licht zu keinerlei Bewegungen antreibt, so giebt es auch Pflanzentheile ohne Geotropismus. Dahin gehören viele ihre Anlegungsrichtung beibehaltende Nebenwurzeln und von Stengelorganen namentlich die hängenden Zweige trauernder Bäume. Von einzelligen Gebilden sind hier namentlich die Haare der Epidermis zu nennen: so behalten die rechtwinklig von der Oberfläche abstehenden Wurzelhaare, die ebenso gerichteten oder vorwärts oder rückwärts stehenden Haare vieler Stengel und Blätter ihre Richtungen bei, in welche Lage zum Horizonte auch Wurzel oder Stengel gebracht werden mögen.

Geotropischer Krümmungen sind die Pflanzentheile überhaupt nur solange fähig als sie noch im Längenwachsthume begriffen sind; aber nicht immer sind sie es während der ganzen Dauer desselben. So sind es die Zellen der Wurzelenden in der ersten Jugend ebenso wenig wie während der letzten Verlängerung ihrer Membranen. So erleiden nutirende Blüthenstiele und Inflorescenzen erst wenn sie eine gewisse Länge erreicht haben, ihre Abwärtskrümmung. So herrscht endlich auch der negative Geotropismus der Stengel- und Blattorgane wenigstens in den jugendlichsten Zellen derselben noch nicht.

Positiver Geotropismus ist eine hervorstechende Eigenschaft der Wurzeln, wenigstens der Hauptwurzeln, der Nebenwurzeln meist in schwächerem Grade; oft fehlt er letzteren so gut wie gänzlich. Da die Strecke, innerhalb welcher das Längenwachsthum der Wurzelenden stattfindet, eine relativ kurze ist, so nimmt bei starkem Geotropismus (Hauptwurzeln) die aus der Verticale abgelenkte Wurzel eine sehr starke Krümmung an; bei schwächerem Geotropismus stellt sich erst nach längerem Wachsthume die Krümmung erheblich heraus, der Bogen ist dann viel schwächer gekrümmt, weil er länger ist (viele Nebenwurzeln). Auch den einzelligen Rhizinen vieler Cryptogamen (Farnvorkeime, Brutknospen von *Marchantia*) kommt positiver Geotropismus zu. Ferner sind die Hymeniumvorsprünge der Agaricinen durch die gleiche Bewegungsfähigkeit ausgezeichnet. Endlich findet sich aber diese Erscheinung auch bei Stengelorganen. Die nutirende Richtung von Blüthenstielen und Inflorescenzachsen hat ihren Grund in vielen,

vielleicht in allen Fällen in positivem Geotropismus (so sicher bei den Blüthenstielen von *Papaver*, von *Clematis cylindrica, integrifolia*, bei den Inflorescenzen der *Smilacina racemosa*). Bei den Blüthenstielen ist häufig die des Geotropismus fähige Strecke eine kurze, die Umkrümmung daher eine scharfe. Aber auch für vegetative Achsen giebt es Beispiele von positivem Geotropismus. Nach meinen neuesten Untersuchungen beruht hierauf die abwärts in den Boden eindringende Richtung der Ausläufer von *Oxalis stricta*. Werden diese Pflanzen in verkehrter Stellung im dunkeln Raume gehalten, so nehmen die jetzt aufwärts gerichteten kurzen, starren Ausläufer bei fernerer Verlängerung eine Krümmung an, deren Concavität nach unten gekehrt ist. Wahrscheinlich kommt die gleiche Eigenschaft allen Stengelorganen, die auf ein unterirdisches Leben angewiesen sind, in mehr oder weniger ausgeprägter Weise zu, und die abwärts wachsenden Rhizomtriebe von *Sagittaria*, *Sparganium*, *Typha*, die zuerst von Dutrochet erwähnt, von Späteren wiederholt besprochen wurden, werden in dieser Beziehung jedenfalls nicht einzig dastehen; in der Familie der Cyperaceen z. B. dürfte die Erscheinung weit verbreitet sein; die tief in das Erdreich eindringenden *Equisetum*rhizome sind wahrscheinlich auch mit positivem Geotropismus ausgerüstet. Nähere Untersuchungen hierüber fehlen noch.

Der negative Geotropismus herrscht vornehmlich in den oberirdischen mit grünen Blättern versehenen Stengelorganen, in vielen Blattstielen und in den Inflorescenzachsen und Blüthenstielen (soweit hier nicht positiver Geotropismus obwaltet) in weiter Verbreitung. Da in den Stengelorganen die Wachsthumsfähigkeit lange andauert, die im Wachsthume begriffene Strecke also beträchtlich lang ist, und da der Geotropismus auch während des grössten Theiles der Wachsthumsdauer sich erhält, so ist der Bogen, in welchem sich ein gerades aus der Verticale abgelenktes derartiges Organ aufrichtet, immer schwach gekrümmt, weil er lang ist. Wohl aber kann auch hier die Krümmung des Bogens eine sehr scharfe werden, wenn der betreffende Stengel schon bei seiner Anlegung, also bei sehr geringer Länge, in einer von der Verticale divergirenden Richtung sich befindet: am erwachsenen

Stengel wird dann nur am untersten ältesten Theile eine sehr scharfe Krümmung vorhanden sein. Die Form der Zweige jeder deutlich geotropischen Holzpflanze kann diese Verhältnisse verdeutlichen. Unter den niederen Pflanzen findet sich negativer Geotropismus in ausgeprägter Weise in den Strünken der Hutpilze, in den einzelligen Fruchthyphen mancher niederer Pilze, in den Podetien der Flechten.

In der Regel sind geotropische Pflanzentheile nur der einen Form des Geotropismus fähig. Einige Fälle giebt es jedoch, wo in dem nämlichen Stengeltheile zu einer gewissen Zeit die eine Form in die entgegengesetzte umschlägt. So tritt bei den Inflorescenz- und Blüthenstielen der oben genannten Pflanzen an die Stelle des positiven der negative Geotropismus. Noch vor dem Oeffnen der Blüthen geschieht diese Vertauschung bei *Papaver*, *Smilacina racemosa*, so dass die blühenden Stiele negativ sind; nach dem Blühen erfolgt sie bei *Clematis*, *Aquilegia*, derart dass die Blüthenstiele während der Blüthezeit positiven Geotropismus besitzen. Endlich dürfte es auch Blüthenstiele geben, an denen auf negativen Geotropismus positiver folgt, und zwar nach dem Blühen, so dass die Fruchtstiele dauernd positiv sind; dahin gehören vielleicht *Anemone nemorosa*, *Viola sp.* u. a.; doch ist dies noch zu constatiren, wie überhaupt bei jeder Pflanze mit nickenden Blüthen- oder Fruchtstielen experimentell der Einfluss von Licht oder Schwerkraft zu bestimmen ist.

Sehr viele Pflanzentheile sind geotropisch und heliotropisch zugleich. So sind die allgemein durch negativen Geotropismus ausgezeichneten oberirdischen Stengel, Blattstiele und Inflorescenz- und Blüthenachsen fast ebenso allgemein positiv heliotropisch, und die nutirenden Enden von Vegetativsprossen (*Saxifraga longifolia*, *Sedum Forsteri*, auch die der Ampelideen nach Hofmeister [1])), ebenso manche kriechende Stengel (*Lysimachia Nummularia*) zeigen neben negativem Geotropismus negativen Heliotropismus. Endlich mag auch bei einigen Wurzeln der positive Geotropismus mit negativem Heliotropismus vereinigt vorkommen, so bei denen der Keimpflanzen einiger Cruciferen und Compositen

1) Pringsh. Jahrb. III. p. 110.

nach Durand und Dutrochet[1]), der *Cordyline vivipara* nach Hofmeister[2]), oder mit positivem Heliotropismus bei denen von *Allium Cepa* und *sativum* nach Durand und Dutrochet, so dass sich schon jetzt Beispiele für alle möglichen Combinationen dieser Verhältnisse aufführen lassen, welche durch ausgedehntere Beobachtung jedenfalls noch sehr vermehrt werden können.

+ G + H	— G — H	+ G — H	— G + H
Wurzeln von *Allium Cepa* u. *sativum*.	Nutirende Enden von Vegetativsprossen. Kriechende Stengel von *Lysimachia Nummularia*.	Wurzeln einiger Cruciferen und Compositen, der *Cordyline vivipara*.	Oberirdische Stengelorgane, Blattstiele.

Ueberall ist es hierbei Regel, dass der Heliotropismus den Geotropismus überwiegt. — Für die unter normalen Verhältnissen dem Lichte ausgesetzten Pflanzentheile wird daher der gleichzeitige Einfluss des Lichtes und der Schwerkraft bei den negativ geotropischen und positiv heliotropischen Organen gleichsinnig wirken, da bei allseitig gleichmässiger Beleuchtung die Resultirende aller Lichtstrahlen mit der Verticale zusammenfällt. Bei negativ geo- und heliotropischen Stengeltheilen aber wirken beide Kräfte in entgegengesetzter Weise. Für die definitive Richtung des Stengels wird es hierbei darauf ankommen, ob der Heliotropismus den Geotropismus überdauert oder zeitiger als dieser erlischt. Im letzteren Falle wird dann die Schwerkraft den Stengel schliesslich wieder in ihrem Sinne richten (Vegetativsprosse mit nutirenden Enden), im ersteren die durch das Licht hervorgebrachte Richtung dauernd bestehen bleiben (kriechende Stengel der *Lysimachia Nummularia*).

1) Ann. d. sc. nat. 3. sér. V. p. 65.
2) Pringsh. Jahrb. III. p. 109.

Der die geotropischen Bewegungen erzeugende Vorgang besteht in einer besonderen Form des Flächenwachsthumes der Zellmembranen. Die der Zellenachse (der Längsrichtung des ganzen Pflanzentheiles) parallelen Wände erfahren bei nicht geotropischen Organen ein ringsum symmetrisches, gleichmässiges Flächenwachsthum in longitudinaler Richtung, in welche Stellung zum Horizonte auch jene Zellenachse gebracht werden mag. In geotropischen Pflanzentheilen gestaltet sich jedoch unter dem Einflusse der Schwerkraft das Flächenwachsthum jener Membranen unsymmetrisch. Wenn nämlich die Achse der Zellen einen Winkel mit der Lothlinie bildet, so ist in der dem Erdmittelpunkte zugekehrten Längswand das Flächenwachsthum entweder am grössten und nimmt von hier aus in den beiden seitlichen Längswänden gegen die gegenüberliegende zenithwärtsgekehrte Längswand hin stetig ab, so dass in letzterer das Minimum liegt, oder es ist umgekehrt in der nach unten sehenden Längswand am kleinsten, in der zenithwärts gekehrten am grössten. In beiden Fällen muss aber auch in der oberen und unteren Längswand eine in den concentrischen Membranschichten fortschreitende Abnahme der Intensität des longitudinalen Flächenwachsthumes stattfinden, und zwar in der einen Wand von aussen nach innen, in der anderen in umgekehrter Richtung. Im ersten Falle ergiebt sich die negativ, im letzten die positiv geotropische Krümmung der Zelle und somit des ganzen Pflanzentheiles, mag derselbe überhaupt nur aus einer oder aus zahlreichen Zellen zusammengesetzt sein.

Wir können dem Wesen dieser Erscheinung noch einen Schritt näher treten. Es ist möglich den Einfluss der Schwerkraft auf die Zelle der Beobachtung zugänglich zu machen, noch ehe sich das unsymmetrische Längenwachsthum herausgestellt hat. Die oben (p. 46 u. 32) mitgetheilten Experimente lehren, dass noch vor Eintritt der Bewegung die Schwerkraft die Zellhaut zunächst für jenes veränderte Längenwachsthum disponirt, und dass in dem vorgeschriebenen Sinne auch nach Ablenkung der Wurzel aus der bisherigen Stellung eine Einlagerung von Substanztheilchen z. B. von Wasser in die Zellhaut erfolgen kann, wenn solches den so disponirten Geweben in reichlicher Menge dargeboten wird. Die wirkliche Einlagerung von Substanzmole-

cülen in die Zellhaut in der für die Herstellung der Bewegung erforderlichen Weise kann somit in jedweder Richtung des Pflanzentheiles zum Horizonte in der einmal vorgeschriebenen Weise erfolgen, nur die Disposition der Zelle für diese Wachsthumsform ist es, welche von der Schwerkraft unmittelbar veranlasst wird und daher streng in Beziehung zu der Stellung steht, in welcher sich der Pflanzentheil während jener disponirenden Wirkung der Schwerkraft befunden hat. Eine weitergehende Ergründung des Vorganges ist aber, bei unseren mangelhaften Kenntnissen von den Vorgängen beim Flächenwachsthume der Zellhaut überhaupt, gegenwärtig nicht zu erwarten. So rohe Erklärungsversuche, wie sie Sachs für die Aufwärtskrümmungen angebahnt, können nach den vorstehenden Ergebnissen selbstverständlich nicht zum Ziele führen. Erst wenn wir uns gestehen, dass wir das Wesen der allgemeinen Attraction der Materie überhaupt, und auf dem Gebiete der Lebensvorgänge erst recht nicht ergründet haben, werden wir uns auf dem einzig richtigen Ausgangspunkte für weitere Betrachtungen und Experimente befinden.

Die den geotropischen offenbar nahe verwandten heliotropischen Bewegungen haben bisher sehr verschiedenartige Erklärungen erfahren. Decandolle [1]) hielt die grössere Länge der beschatteten Seite positiv heliotropisch gekrümmter Organe für die Folge des stärkeren Längenwachsthumes im Lichtmangel oder geringer Lichtintensität befindlicher Pflanzentheile (*étiolement*). Dutrochet [2]) betrachtete dagegen die concave Seite als die thätige, da diese isolirt stärker concav, die isolirte beschattete Hälfte aber wieder gerade werde. Dieser Ansicht pflichtete v. Mohl [3]) bei, während er Dutrochet's Erklärungsweise dieser Thatsache gebührend widerlegte [4]), die darauf hinaus lief, dass die Zellen der beleuchteten Seite in Folge der Insolation ihre Ausdünstung vermehren und sich daher zusammenziehen, wobei sich die Rinde nach aussen krümme, wenn die grösseren Zellen derselben nach aussen

1) Mém. de la soc. d'Arcueil. 1809. II. p. 104.
2) Mémoires II. p. 74.
3) Vegetabilische Zelle p. 140.
4) l. c. p. 141—142.

(positiver Heliotropismus), oder nach innen krümme, wenn dieselben nach innen liegen (negativer Heliotropismus). HOFMEISTER[1]) fand zwar die bedeutungsvolle Thatsache, dass bei der positiv heliotropischen Krümmung die convexe wie die concave Seite sich verlängert, indem er in senkrechter Stellung an einer senkrechten Glasplatte mit ihren Enden durch Wachs fixirte gerade Blattstiele von *Hedera Helix* und *Tropaeolum majus* bei einseitiger durch die Glasplatte fallender Beleuchtung in einem Bogen von der letzteren zurückweichen sah. Dennoch brachte er auch hier wieder die unheilvollen Gewebespannungen in's Spiel, denn er sagt: »Alle Thatsachen lassen sich ungezwungen aus einer durch den Lichteinfluss bewirkten Verringerung der Dehnbarkeit, Steigerung der Elasticität derjenigen Gewebstheile der dem Lichte zu–, oder nach Befinden (bei negativem Heliotropismus) abgewendeten Längshälfte des Organes erklären, welche dem Ausdehnungsstreben den expansiven Widerstand leistet.« Zu dieser Ansicht bekennt sich HOFMEISTER auch noch in seinem neuesten Werke[2]), auch wird hier der negative Heliotropismus unter denselben Gesichtspunkt gebracht[3]). Nach einer heidelberger Untersuchung soll nämlich bei einseitiger Beleuchtung der krümmungsfähigen Stelle in Folge der Lichtbrechung innerhalb der cylindrischen oder kegelförmigen diaphanen Gewebe ein Streifen in den passiv gedehnten Geweben der von der Lichtquelle abgewendeten Längshälfte des Organes intensivere Beleuchtung empfangen[4]). — Wohl aber hätte SACHS's klare Beobachtungsgabe ihn den wahren Vorgang bei den heliotropischen Bewegungen erkennen lassen,

---

1) Pringsh. Jahrb. III. p. 86.

2) Pflanzenzelle p. 289.

3) l. c. p. 293.

4) Wenngleich wir dem »Scharfsinn« der heidelberger Experimentatoren nicht zu nahe treten möchten, so wird doch diese Hypothese der Kritik nicht entgehen können. Da ihre Autoren selbst eingestehen, dass sie auf die Fruchtstiele der *Linaria Cymbalaria* nicht passt, insofern diese beim Uebergange aus positiven in negativen Heliotropismus keinen Unterschied der Diaphaneïtät oder der Spannung der Gewebe erkennen lassen, und da man — das Wichtigste bei der Sache — uns noch nicht gezeigt hat, ob wirklich ein derartiger Lichtbrechungsvorgang in positiv heliotropischen Organen nicht stattfindet, so ist nicht einmal der Grund und Boden gefunden, auf welchem sich eine solche Hypothese aufbauen liesse.

wenn er, statt sich von HOFMEISTER's Irrthümern gängeln zu lassen, seinen eigenen Beobachtungen gefolgt wäre, die ihn in der That schon bis an die Schwelle der Wahrheit geführt hatten. SACHS [1]) wies nämlich zunächst darauf hin, dass, da gespaltene positiv heliotropisch gekrümmte Stengel mit der beleuchteten Hälfte stärker, mit der beschatteten schwächer concav oder gerade werden, zwischen dem Schwellgewebe und dem passiv gedehnten Gewebe auf der Schattenseite eine geringere Spannung herrsche als auf der Lichtseite. Er zeigte, dass dies seinen Grund darin hat, dass die passiv gedehnten Gewebe der Schattenseite factisch länger sind als die der Lichtseite. In manchen Fällen (Gartenbalsamine) beobachtete er nun, dass das isolirte Mark heliotropisch gekrümmter Stengel sich gerade streckte, in anderen dagegen (*Nicotiana Tabacum*), dass es die Krümmung des unverletzten Stammstückes beibehielt. Aus diesen Beobachtungen leidet SACHS folgende Schlüsse ab [2]) : »Die passiv gedehnten Gewebe der Schattenseite gewähren vermöge ihres gesteigerten Längenwachsthumes dem Ausdehnungsstreben des Parenchyms auf dieser Seite einen freieren Spielraum. Zuweilen erfährt das Längenwachsthum des Parenchyms auf der Schattenseite eine Steigerung; die Gewebespannung kann hierbei in sehr verschiedener Weise auftreten« [3]).

---

1) Experimentalphysiologie p. 497—503.

2) l. c. p. 501.

3) Der SACHS'schen Meinung über den Vorgang bei den Licht- und Schwerkraftbewegungen sucht sich neuerlichst auch KRAUS (Die Gewebespannung des Stammes und ihre Folgen. Bot. Zeit. 1867. No. 14 ff.) anzuschliessen. Derselbe zeigte unter Anderem, dass das Licht einen Einfluss auf die Spannungsintensität ausübt, dass nämlich »Abwesenheit des Lichtes die Spannung erhöht, Anwesenheit desselben sie erniedrigt« (l. c. p. 125), und dass sich daraus eine tägliche Periode der Spannungsintensität allseitig gleichmässig beleuchteter Pflanzen ergiebt. Wenn nun, calculirt KRAUS weiter (p. 129), ein Stengel einseitig vom Lichte getroffen wird, so muss die getroffene Seite eine schwächere, die beschattete eine stärkere Spannung zeigen. Nehme man nun für die Schwerkraftwirkungen die von SACHS gegebene Erklärungsweise an, so würden die Wirkungen des Lichtes und der Schwerkraft von vornherein unter e i n e Kategorie fallen: in beiden Fällen werde durch eine äussere Kraft auf e i n e r Seite des Stengels (auf der beschatteten bei den Licht-, auf der unteren bei den Schwerkraftwirkungen) die Spannung vermehrt, und diese Spannungsänderung führe die Richtungsänderung der Pflanzentheile her-

Bei den nachstehend mitgetheilten Versuchen wurden positiv heliotropisch gekrümmte Stengel, in ganz analoger Weise wie bei den obigen Versuchen aufwärts gekrümmte Stengel zerlegt, und die Längen und Krümmungen der Theilstücke vor wie nach dem Isoliren gemessen. Zum Versuche dienten in Töpfen erzogene gerade gewachsene junge Pflänzchen von *Pisum sativum* und *Phaseolus multiflorus.* Dieselben wurden bis auf eine dem Fenster, hinter welchem sie standen, zugekehrte Spalte beschattet; 4 Stunden nach Anfang des Versuches, während welcher Zeit sich die positiv heliotropische Krümmung deutlich hergestellt hatte, wurden die gekrümmten Stengelstücke untersucht. Die Zahlen haben dieselbe Bedeutung wie in den obigen Tabellen über Aufwärtskrümmung.

bei (p. 130). Nun hat aber Sachs bekanntlich das directe Gegentheil nachgewiesen, dass nämlich bei den positiv heliotropischen Krümmungen und bei den durch die Schwerkraft bewirkten Aufrichtungen in der convexen Seite die Spannung geringer wird. Das ist freilich sehr unangenehm. — Wenn Kraus glauben sollte, einen weiteren Beitrag zur Kenntniss der Mechanik der geotropischen Aufwärtsbewegungen durch seine Beobachtung geliefert zu haben, dass bei der ersten leichten Aufwärtskrümmung zunächst nur ein Unterschied in der Grösse der oberen und unteren Epidermis hervortritt, die übrigen Gewebe noch einander gleich sind, bei weiterer Zunahme der Krümmung aber der Grössenunterschied beider Epidermen nicht nur grösser werden, sondern ein solcher auch zwischen oberer und unterer Rinde etc. zu beobachten ist (p. 130), so mag er sich zum Verständnisse dieses Ergebnisses die mathematische Thatsache recht klar machen, dass der Längenunterschied zweier concentrischer zu einem und demselben Centriwinkel gehöriger Bogen von sehr wenig verschiedenen Radien der Beobachtung um so zugänglicher wird, je stärker die Krümmung der Bogen wird. — Die übrigen Aussprüche Kraus's über die durch die Schwerkraft bewirkten Bewegungen, insbesondere, dass ein Stengel um so krümmungsfähiger sei, je stärker die Spannung desselben ist, und dass sich daher kriechende oder hängende Stengel einfach wegen des Mangels der nöthigen Gewebespannungen nicht aufzurichten vermögen (p. 131), sind durch die vorliegende Arbeit erledigt; nur auf die Thatsache sei Kraus noch aufmerksam gemacht, dass Sprosse trauernder Bäume und kriechende Stengel ebensogut und oft noch viel beträchtlicher mit Gewebespannungen ausgerüstet sind, als manche der Aufwärtskrümmung fähige Stengel.

A. Positiv heliotropische Krümmungen.

1. *Pisum sativum.*

Gerader Stengel[1]).

	Unverletzter Stengel.	Isolirte äussere Rindeschicht.	Isolirtes inneres Parenchym.
Länge.	28,7	28,2	28,7
Krümmung auswärts.		90—180°	

Gekrümmter Stengel.

		Unverletzter Stengel.			Isol. äussere Rindeschicht der Lichtseite.	Isolirtes inneres Parenchym.	Isol. äussere Rindeschicht der Schattenseite.
		Lichtseite.	Mittellinie.	Schattenseite.			
Nr. 1.	Länge.	12,3	12,7	13	12	12,7	12,6
	Krümmung.		+ 80°[2])		+ 260°	+ 80°	— 140°
Nr. 2.	Länge.	14,1	14,5	14,8	13,7	14,5	14,4
	Krümmung.		+ 76°		+ 167°	+ 76°	— 93°

---

1) Der Stengel von *Pisum sativum* besteht aus einer mächtigen Rindelage; in der Mitte liegt der verhältnissmässig kleine Gefässbündelkreis, der ein geringes Mark umgiebt. Hier sind die Epidermis und die oberflächlichen Schichten kleiner Rindezellen im Zusammenziehungsstreben begriffen, das übrige ist Schwellgewebe. Daher werden Längsstreifen, welche etwas tief in die Rinde gehen, aussen stark concav, ebenso wie ganze Längshälften. Die schwachen Gefässbündel wirken hier nicht spannend, denn die Längshälften des der oberflächlichen passiv gedehnten Schichten entkleideten schwellenden inneren Gewebscylinders werden aussen noch etwas concav.

2) Das + Zeichen vor den Krümmungszahlen der folgenden Tabellen bedeutet, dass die Krümmung dem Lichte zugewendet ist, das — Zeichen die entgegengesetzte Richtung.

2. *Phaseolus multiflorus.*

Keimpflanzen mit dem ersten entwickelten Internodium.

Gerader Stengel.

	Unverletzter Stengel.	Isolirte Rindegefässbündellage.	Isolirtes Mark.
Länge.	13,5	13,2	13,9
Krümmung ausw.		40—100°	

Gekrümmter Stengel.

	Unverletzter Stengel.			Isol. Rinde-Gefässbündellage der Lichtseite.	Isolirtes Mark.	Isol. Rinde-Gefässbündellage der Schattenseite.
	Lichtseite.	Mittellinie.	Schattenseite.			
Länge.	28	28,7	29,4	27,6	29,1	28,9
Krümmung.		+ 76°		+ 214°	+ 76°	— 72°

B. Negativ heliotropische Krümmungen.

Solidago canadensis.

Nutirende Enden im Freien erwachsener Vegetativsprossen.

		Unverletzter Stengel.			Isol. Rinde-Gefässbündellage der Lichtseite.	Isolirtes Mark.	Isol. Rinde-Gefässbündellage der Schattenseite.
		Lichtseite.	Mittellinie.	Schattenseite.			
Nr. 1.	Länge.	10	9,2	8,7	9,6	9,2	8,7 [1])
	Krümmung.		— 75°		— 52°	— 75°	— 92°
Nr. 2.	Länge.	12,3	11,5	10,5	11,9	11,	10,5 [1])
	Krümmung.		— 124°		— 120°	— 124°	— 132°

1) Hier ist das Längenwachsthum des Stengels während der Krümmung so gemindert, dass das noch geringere des Spanngewebes der concav werdenden Seite der Beobachtung nicht zugänglich ist (vgl. oben p. 72).

Auch wenn man durch einen parallel der Krümmungsebene geführten Schnitt von der rechten oder linken Seite heliotropisch gekrümmter Stengel die passiv gedehnten Gewebe, ja die blosse Epidermis abträgt, so behalten auch diese Theile die heliotropische Krümmung unter Hinzutreten der gewöhnlichen Concavkrümmung an der Aussenseite.

Die vorstehenden Ergebnisse sind in jeder Beziehung denjenigen analog, die wir oben bei der Untersuchung positiv und negativ geotropisch gekrümmter Stengelorgane erhalten haben (s. p. 67 ff.). Der Leser wird sich selbst die vollständigste Analogie, welche hier obwaltet, klar machen können; einer näheren Erläuterung bedarf es nicht. Alles, was dort gesagt worden ist, gilt auch hier, und dieselbe Erklärungsweise, die wir für die Wirkung der Schwerkraft gewonnen haben, wird sich daher auch für die durch das Licht erregten Bewegungen geltend machen. Aus den gefundenen Zahlen erklärt sich auch die schon längst bekannte Thatsache, dass bei heliotropisch gekrümmten Organen die concave Seite, wenn sie durch einen Längsschnitt von der convexen getrennt worden ist, ihre Krümmung steigert, letztere die ihrige abschwächt oder in die entgegengesetzte überführt.

Auch bei den heliotropischen Krümmungen zeigen einzellige Organe den Vorgang in seiner einfachsten Form. Am instructivsten sind hier die sehr empfindlich positiv heliotropischen einzelligen Schläuche der Vaucherien [1], desshalb weil in ihren Membranen keine Spannungen bestehen: der Länge nach durchschnittene gerade Zellschläuche behalten unverändert ihre Richtung bei. Werden heliotropisch gekrümmte Enden von Vaucheriaschläuchen in concentrirte Zuckerlösung gebracht, so bleibt die Krümmung unverändert; ebenso wenn in der Krümmungsebene geführte Längsschnitte durch heliotropisch gekrümmte Stengel oder die von der rechten oder linken Seite derselben abgetragenen Epidermis- oder Rindestreifen in gleicher Weise behandelt werden. Diese Thatsachen beweisen unzweifelhaft, dass auch

---

[1]) Auf den positiven Heliotropismus der Vaucheriaschläuche hat bereits Sachs (Experimentalphysiologie p. 503) aufmerksam gemacht.

bei den heliotropischen Krümmungen die Zellmembranen in jedem der concav werdenden Kante des ganzen Organes näher liegenden Längsstreifen ein schwächeres longitudinales Flächenwachsthum erleiden. —

Die gefundenen Gesetze sind aber vielleicht für die Naturwissenschaften überhaupt von weitergehender Bedeutung. Wenn wir sehen, wie die Pflanzenzelle durch das Licht zu einem der Lichtquelle zu- oder abgewendeten Wachsthume, durch die Schwerkraft aber zu ganz dem nämlichen, dem Attractionscentrum zu- oder abgekehrten Wachsthumsvorgange veranlasst werden kann, so liegt uns hier eine Erscheinung vor, wo zwei ihrem Wesen nach unbekannte Kräfte auf einen und denselben Körper gleiche Wirkungen ausüben. Von den Lichterscheinungen muss angenommen werden, dass sie auf einer geradlinig fortgepflanzten schwingenden Bewegung der Theilchen einer Materie beruhen, deren Existenz der unmittelbaren Beobachtung unzugänglich ist. Durch diese Thatsache wird es wenigstens begreiflich, dass ein leuchtender Körper materielle (z. B. chemische) Veränderungen an einem anderen Körper hervorzubringen vermag, ohne dass die Beobachtung im Stande ist ein materielles Substrat zu entdecken, welches doch nothwendig die Uebertragung dieser Wirkung von dem einen auf den anderen Körper vermitteln muss. Durchaus unbegreiflich aber erscheint uns die allgemeine Anziehung der Materie. Der seiner Unterlage beraubte zur Erde fallende Stein ist eine Erscheinung, an die sich Jeder so sehr gewöhnt hat, dass es uns kaum einfällt, wie wir hier vor einem räthselhaften Probleme stehen. Wie ist es möglich, dass räumlich getrennte Körper das Bestreben finden können, sich gegeneinander zu bewegen, wenn wir nicht im Stande sind, in den auf der Verbindungslinie zwischen ihnen liegenden materiellen Theilchen den Eintritt einer mit der Anziehung beider Körper zusammenhängenden Veränderung aufzufinden? Eine *actio in distans* im wahren Sinne des Wortes kann es in der Natur nirgends geben. Die gleiche Wirkung der Kräfte des Lichtes und der Gravitation auf die Pflanzenzelle macht es wahrscheinlich, dass den Gravitationswirkungen ein ähnlicher Vorgang in einer der directen Beobachtung unzugänglichen Materie zu Grunde liegt, wie den Erscheinungen des Lichtes. Das Newton'che Gesetz ebnet einer solchen An-

schauung die Wege in hohem Grade. Die Physiologie aber, welche die nämlichen Naturkräfte, deren Wirkungen die Physik im Bereiche der unorganischen Körper untersucht, in ganz neuen ungeahnten Wirkungen auf dem Gebiete der lebendigen Natur uns vorführt, sollte sie nicht vielfach berufen sein können, eben durch die neuen Gesichtspunkte, welche sie eröffnet, auch einen klareren und tieferen Blick in das Wesen der einfachen Grundkräfte unserer herrlichen Natur zu vermitteln?

II.

Ueber die Entstehung der Intercellular-räume der Pflanzen.

Hierzu Tafel II—V.

Historischer Ueberblick.

Die mit eigenthümlichen Säften erfüllten Zwischenräume des Pflanzengewebes wurden zuerst von Malpighi unter dem Namen *vasa propria* erwähnt, blieben demselben aber ihrer Natur nach unbekannt. So redet er bei der Rinde der Fichte von »*vasa terebinthinam fundentia*«[1], ohne über ihren Bau etwas Näheres anzugeben, und von den Harzbehältern im Holze der Fichte und Cypresse sagt er: »*tenui componuntur fistula*« (l. c. p. 10). Grew[2] war der Erste, welcher die Natur der Milchsaft- und Gummigänge auf das Klarste erkannte: er beschreibt sie als Kanäle, welche nicht von eignen Wänden, wie die Tracheen im Holze, umgeben, sondern lediglich durch eine cylindrische Zwischenräume übrig lassende Anordnung der Rindezellen gebildet seien. Eine ebenso richtige Vorstellung hatte er von den Hohlräumen im Marke, welche er für Risse, die beim Wachsthume entstehen, erklärt (l. c. p. 120). Nach Mirbel[3] sind die Hohlräume im Grashalme Anfangs nicht vorhanden, und je mehr die Pflanze sich verlängere und erweitere, zerreisse die schwächere Mitte. Den Lücken im Zellgewebe der Wasserpflanzen legt er eine Zerreissung, an einer andern Stelle eine Desorganisation des Gewebes in Folge mangelhafter Ernährung zu Grunde (l. c. p. 73—75). Eine sehr klare Darstellung gab Link[4] von der Entstehung der Luftbehälter: »Wenn zwischen den älteren Zellen

---

1) Anatome Plantarum. London 1675—1679. p. 4.

2) The anatomy of plants. London 1682. p. 112. T. 20, Fig. 3, 4.

3) Traité d'anatomie et de physiologie végétales. Paris 1802. p. 215.

4) Grundlehren der Anatomie und Physiologie der Pflanzen. Göttingen 1807. p. 98.

keine neuen mehr entstehen, die umliegenden Theile aber sich ausdehnen und fortwachsen, so wird das Zellgewebe zerrissen, und es entstehen Höhlungen, nur mit Luft gefüllt.« Er verwirrte jedoch die Sache wieder dadurch, dass er diesen Organen die von Querwänden durchzogenen Luftgänge in den Wasserpflanzen unter dem eigenthümlichen Namen: »zusammengesetztes Zellgewebe« gegenüberstellte, welches keine Lücken, sondern grosse Zellen darstelle, deren Wände aus kleineren Zellen gebildet seien (l. c. p. 19). RUDOLPHI[1]) fasste dagegen alle diese Organe als lufterfüllte Lücken zwischen den Zellen auf, war sich jedoch über ihre Entstehung insofern unklar, als er bei einigen die Höhle von Anfang an vorhanden annimmt, bei anderen sie Anfangs mit saftigem Zellgewebe erfüllt sein lässt, welches später vertrockne und dadurch der Lufthöhle ihre Entstehung gebe (p. 151). Die Saftbehälter, mit Ausnahme mancher damals ihrer Natur nach noch unbekannter kugliger Conceptakeln, wurden von LINK[2]), MIRBEL[3]), TREVIRANUS[4]) und KIESER[5]) für Zwischenräume zwischen den Zellen angesehen, wozu aber auch die Milchsaftgefässe vielfach mitgerechnet wurden, bis MOLDENHAWER die Natur der letzteren erkannte und dadurch das Gebiet jener genauer begrenzte, wenngleich er auch den Harzbehältern der Kiefer eine eigene Membran zuschrieb und in ihrer Umgebung harzführende »Gefässe«, also den Milchsaftgefässen analoge Organe vorhanden sein liess[6]). TREVIRANUS gebührt aber das Verdienst, die Milchsaftgänge von *Chaerophyllum sylvestre* als erweiterte Intercellulargänge erkannt und diese Bedeutung auch den verwandten Organen (Saftbehälter der Fichte, Sumacharten etc.) zugeschrieben zu haben[7]). Auch war er der Erste, welcher die Entstehung der Luftlücken in den Wasserpflanzen aus Intercellulargängen durch Vermehrung der dieselben umgebenden

---

1) Anatomie der Pflanzen. Berlin 1807. p. 146.

2) l. c. p. 91—93.

3) Exposition et défense de ma théorie de l'organisation végétale. Publié par le Dr. BILDERDYK. A la Haye 1808. p. 179—207. Fig. 2—15.

4) Beiträge zur Pflanzenphysiologie. Göttingen 1811. p. 41—54.

5) Mémoires sur l'organisation des plantes. Harlem 1812. p. 107.

6) Beiträge zur Anatomie der Pflanzen. Kiel 1812. p. 160.

7) l. c. p. 51.

Zellen an *Butomus* nachwies (l. c. p. 89). MEYEN gab endlich eine vollständige Theorie dieser Lehre. Die Saftbehälter sind hiernach sämmtlich Aushöhlungen, welche durch Erweiterung von Intercellulargängen entstehen, und deren Inhalt von den die Gänge bildenden Zellen secernirt wird [1]. Die Luftgänge sind zum Theil auch aus erweiterten Intercellulargängen entstanden [2], andere, wie die von *Scirpus lacustris* [3] und die in den Blättern von *Carex* und *Phragmites* [4], der Musaceen, vieler Liliaceen und Pandaneen [5] sind Anfangs von einem Gewebe farbloser, bei *Scirpus lacustris* sternförmiger Zellen ausgefüllt, welches später zerreisst und dadurch die Lücken herstellt. Auch die Markhöhlen entstehen durch Zerreissung von Zellgewebe. Diese Darstellungen haben sich seitdem längere Zeit als die gültigen erhalten, sie sind es, welche wohl den Angaben in den Lehrbüchern Späterer, wie SCHLEIDEN's [6], v. MOHL's [7], KÜTZING's [8], UNGER's [9] wesentlich zu Grunde liegen. Nur seien hier noch die bestätigenden Versuche wirklicher Entwickelungsgeschichten von MORREN [10] an den Gummikanälen von *Cycas*, und von JOCHMANN [11] an den Striemen der Umbelliferenfrucht erwähnt, die freilich nicht genügend weit zurückgehen, um die Schlussfolgerungen dieser Forscher unzweifelhaft zu machen.

Diesen Ansichten ist in der neueren Zeit das Feld durch eine andere Theorie streitig gemacht worden, welche, unterstützt von einigen sicher ermittelten Fällen, die intercellularen Saftbehälter durch Auflösung von Zellgewebe, und den in ihnen enthaltenen Saft durch Um-

---

1) Phytotomie. Berlin 1830. p. 187—191. — Harlemer Preisschrift 1836. p. 144—145. — Neues System der Pflanzenphysiologie. Berlin 1837. I. p. 317. — Ueber die Secretionsorgane der Pflanzen. Berlin 1837. p. 18—24.

2) Phytotomie p. 194. — Neues System p. 294 ff. — Secretionsorgane p. 7.

3) Phytotomie p. 199. — Neues System p. 309. Taf. II. Fig. 2.

4) Neues System p. 315—316.

5) Phytotomie p. 206. — Neues System p. 315.

6) Grundzüge der wissensch. Bot. 3. Aufl. 1849. I. p. 247 ff.

7) Vegetabilische Zelle 1851. p. 37.

8) Philosophische Botanik. Leipzig 1851—52. p. 316.

9) Anatomie und Physiologie der Pflanzen. Pesth 1855. p. 196 ff.

10) Bulletin de l'acad. royale des sc. de Bruxelles. Tom. V. 2 (1839). p. 145.

11) De umbelliferarum structura et evolutione nonnulla. Vratislaviae. p. 20.

wandlung der Membranen jenes Gewebes entstehen lässt. Zunächst zu nennen ist hier eine bei dem damaligen Zustande pflanzenanatomischer Kenntnisse auffällige Angabe KARSTEN's [1]), wonach »die Kanäle der Palmen mit netzförmig verdickten Wandungen« zuerst verticale Zellreihen darstellen, aus welchen senkrechte Kanäle entstehen, die in die Reihe von Elementarorganen, die als Gummi- und Harzkanäle bekannt sind, gehören sollen, wo gleichfalls die eine Faser zunächst umgebenden Zellen an der Absonderung des Saftes Theil nehmen und »zum Theil in die Höhlung desselben hinein sich ausdehnen, während die Haut der Faser zerstört wird oder vielleicht zerstört wird, wenigstens sei es so schwierig, eine solche dann zu entdecken, dass diejenigen Beobachter, die die Entwickelungsgeschichte vernachlässigten, diese mit Gummi, Harz oder ähnlichen Stoffen angefüllten Kanäle für Zwischenräume hielten.« Einen fördernden Einfluss auf die neuere Richtung mag CASPARY's [2]) Entdeckung der Entstehung des Intercellularkanales im Gefässbündel von *Anacharis* durch Resorption eines Ringgefässes gehabt haben, zumal TRÉCUL [3]) schon vorher das Gleiche für die Nymphäaceen und CASPARY auch noch für manche andere Monokotyledonen geltend machten. Vor allem wies dann WIGAND [4]) nach den vorbereitenden Angaben KARSTEN's [5]) und TRÉCUL's [6]) ausführlicher nach, dass bei der Gummikrankheit des Kirschbaumes im Holze und Baste grosse mit Gummi erfüllte Hohlräume vorhanden sind, welche durch Desorganisation des Zellgewebes in Gummi entstehen. Auf diese Thatsache gründete er nun die Annahme, dass auch andere mit Gummi, Harz oder Oel erfüllte Intercellularkanäle auf dieselbe Weise entstehen [7]). In gewissem

---

1) Vegetationsorgane der Palmen. Abhandlung der Berliner Akademie 1847. p. 116, 117.

2) Die Hydrilleen. Pringheim's Jahrb. 1. Bd. p. 440.

3) Structure et développement du Nuphar luteum. Ann. des sc. nat. 3. sér. T. IV. p. 317—319.

4) Ueber die Desorganisation der Pflanzenzelle. Pringsh. Jahrb. III. p. 122—130.

5) Ueber die Entstehung des Harzes etc. Bot. Zeit. 1857. p. 316 u. 319.

6) Comptes rendus. 1860. p. 621.

7) l. c. p. 150, 164, 165.

Einklange damit stand dann DIPPEL's [1]) sichere Beobachtung, dass die Harzgänge im Tannenholze durch Zerstörung eines Holzparenchyms entstehen, das Harz jedoch Product des Inhaltes dieser Zellen und nur zum geringen Theile aus der Auflösung der Zellmembranen herzuleiten ist. HANSTEIN [2]) erklärte sich mit der Entstehung der Milchsaftkanäle und verwandter Organe aus Intercellulargängen nicht einverstanden. »Sehen wir hier nun«, sagt er, »weite Röhren von einem einfachen Ringe feiner Cylinderzellen eingefasst, welche von Theilung keine Spur erblicken lassen und an Durchmesser vielmal enger sind, so ist mir wenigstens eine Entstehung derselben aus einem Intercellularraume unverständlich, und ich halte mich überzeugt, dass sie ursprünglich aus einer Reihe von Zellen entstehen müssen, die schon sehr früh ihre Querwände und vielleicht auch ihre Seitenwände resorbiren. . . . . Und endlich glaube ich bei *Clusia* in der That Lappen der eigenen Gefässhaut ausser den kleinen Wandzellen mit Sicherheit gesehen zu haben (Taf. II. Fig. 11 mc). Jedenfalls muss man Angesichts so vieler Fälle von Resorption von Zellen mit einer so unwahrscheinlichen Annahme vorsichtig sein« — eine Polemik, die weder durch ihre Logik, noch durch die in der citirten Figur wiedergegebene Beobachtung eine vortheilhafte Unterstützung erhält. WIGAND's Ansichten sind endlich neuerdings in dem Handbuche SACHS's [3]) sogar zu festen wissenschaftlichen Lehrsätzen erhoben worden — mit welchem Rechte, mag Angesichts des in Vorstehendem entwickelten historischen Grund und Bodens unserer Lehre die Kritik des Lesers selbst beurtheilen.

---

1) Die Harzbehälter der Weisstanne und die Entstehung des Harzes in denselben. Bot. Zeit. 1863. p. 255—258.

2) Die Milchsaftgefässe und die verwandten Organe der Rinde. Berlin 1864. p. 22.

3) Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen. Leipzig 1865. p. 367, 372. — Desgleichen jetzt auch bei HOFMEISTER, Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867. p. 258.

I. Die Milchsaftbehälter von Rhus typhina, Alisma Plantago und Sagittaria sagittifolia.

Die Milchsaftgänge von *Rhus typhina* sind in Mirbel's [1]) unvollkommenen Abbildungen als Lücken dargestellt, die von mehreren Schichten kleiner Zellen umgeben sind; bei *Rhus semialatum* ist einer der Rindengänge mit feinem Zellgewebe angefüllt gezeichnet (l. c. Fig. 11); dies ist nach Mirbel der Anfang der Entwickelung (l. c. p. 207). Treviranus [2]) sprach sich für die Entstehung dieser Organe aus Intercellulargängen aus. Auch Meyen [3]) stellte sie sich als Intercellulargänge vor, welche dadurch erweitert würden, dass diejenigen Zellen, welche hinter den Anfangs den Gang einschliessenden liegen, zwischen dieselben vortreten. Schleiden's [4]) und v. Mohl's [5]) Bemerkung, dass sie aus Intercellulargängen entstanden seien, ist wohl nichts als eine Wiedergabe der bestehenden Ansichten.

Die Milchsaftkanäle im Stamme von *Rhus typhina* gehören dem Marke und den Basttheilen der Gefässbündel an und treten mit diesen Geweben auch in die Blätter. Im Marke stehen hinter manchen Gefässbündeln einzelne Milchsaftkanäle, die im Allgemeinen in der Richtung des Stammes verlaufen, sich aber auch verzweigen und gegenseitig anastamosiren. Im Baste liegt hinter jeder an die Rinde grenzenden Gruppe dickwandiger Bastfasern ein weiter Milchsaftkanal. Jedem Gefässbündel des einjährigen Stammes kommt somit ein solcher Kanal zu; in den während der folgenden Jahre abgelagerten Theilen des Bastgewebes mehrjähriger Sprosse entstehen aber fortwährend neue Kanäle.

1) Exposition et défense etc. Fig. 9.
2) Beiträge zur Pflanzenphysiologie. p. 52.
3) Ueber die Secretionsorgane der Pflanzen. p. 18.
4) Grundzüge, 3. Aufl. I. p. 247.
5) Vegetabilische Zelle, p. 37.

Auf dünnen Querschnitten durch jugendliche Stammorgane liegt an den Stellen des Markes, wo später die Milchsaftkanäle stehen, eine Gruppe kleinerer Zellen, welche wie die übrigen mit Protoplasma erfüllt sind. Die mittleren derselben sind in eine Rosette gestellt und zeichnen sich durch etwas abgerundetere Form aus. Das erste Auftreten des Intercellularkanales besteht nun darin, dass diese letzteren Zellen im Mittelpunkte der Rosette ein wenig auseinandergewichen erscheinen, so dass sie alle mit ihren dem Centrum zugekehrten Theilen an der Bildung eines engen Hohlraumes betheiligt sind (Fig. 1). Zugleich sieht man in ihnen Theilungsprocesse in radial gegen den Intercellularkanal verlaufender Richtung, während jede der Tochterzellen allmählich zur Grösse ihrer Mutterzelle heranwächst. Dadurch wird bis zum Abschlusse des Wachsthumes des Markes die Anzahl der Wandzellen und der Durchmesser des Kanales merklich vergrössert. Erstere sind auch im ausgebildeten Zustande beträchtlich kleiner, als die übrigen Markzellen mit Ausnahme der zunächst angrenzenden, enthalten nur Protoplasma und besitzen noch ihre zarten Membranen, deren freie an den Kanal grenzende Theile mehr oder weniger papillös gewölbt erscheinen.

Denselben Entstehungsvorgang zeigen auch die Milchsaftkanäle des Bastes. Da die Gefässbündel nicht gleichalterig sind, so findet man leicht auf einem und demselben Querschnitte durch die Stammknospe Uebergänge von Bastbündeln, in denen noch keine Spur eines Kanales wahrzunehmen ist, bis zu solchen, in denen derselbe bereits eine ansehnliche Weite erlangt hat. Ein geringes Auseinanderweichen der später den Kanal umgebenden dünnwandigen, protoplasmaführenden Parenchymzellen giebt auch hier den ersten Anstoss zu dessen Entstehung (Fig. 2). Der Theilungsprocess der Wandzellen wiederholt sich aber hier häufiger, als bei den Markkanälen, daher die Anzahl derselben und die Weite des Kanales im Baste weit beträchtlicher ist.

Auffallend an beiderlei Kanälen ist der reichliche Gehalt der Wandzellen an Protoplasma, auch im ausgewachsenen Stamme: es bildet einen dichten Inhalt, der sich durch das Millon'sche Reagens intensiv

ziegelroth färbt, während der Inhalt des übrigen Gewebes nur eine schwache Rothfärbung annimmt.

Sobald die erste Bildung der Kanäle begonnen hat, dringt auf Querschnitten Milchsaft aus ihnen hervor, offenbar hervorgepresst durch den Druck, unter welchem sich der Saft in diesen Kanälen befindet. Es lässt sich daher auch nichts über die Zeit des Eintrittes der Secretionsfähigkeit der Wandzellen entscheiden. Die Dauer dieser Fähigkeit dürfte aber bis in den ausgewachsenen Zustand des Sprosses reichen, da während des Wachsthumes desselben auch seine Kanäle beständig geräumiger werden, man aber während der ganzen Dauer des Wachsthumes, und selbst noch im ausgewachsenen Zustande den Milchsaft reichlich aus den durchschnittenen Kanälen sich ergiessen sieht. Damit mag es wohl zusammenhängen, dass sich der reichliche Protoplasmagehalt der Wandzellen bis in den ausgewachsenen Zustand des Sprosses erhält.

Die Milchsaftkanäle von *Alisma Plantago* sind nach einem Ungenannten [1]) Gänge, deren Wandungen nur von einem Kreise zartwandiger Zellen gebildet werden, die sich durch Gestalt und Inhalt von allen benachbarten Zellen unterscheiden. Schacht [2]) erklärte sie für Gruppen dünnwandiger, mit Milchsaft erfüllter Bastzellen. Dagegen wies Unger [3]) nach, dass sie in der That denen von *Rhus* analog gebaut sind: ohne eigene Gefässhaut, umgeben von engen, höchst dünnwandigen Zellen. Hanstein [4]) hält sich überzeugt, dass sie ursprünglich aus einer Reihe von Zellen entstehen müssen, die sehr früh ihre Quer- und Seitenwände resorbiren.

Bei *Sagittaria* wie bei *Alisma* ist der jugendlichste auf Querschnitten durch Blattstiele zu beobachtende Zustand der Milchsaftkanäle eine Zelle mit etwas stärker lichtbrechendem Protoplasma, welches sich simultan

---

1) Bot. Zeit. 1846. p. 867.

2) Bot. Zeit. 1851. p. 513. — Lehrb. d. Anatom. u. Physiol. der Gewächse I. p. 260.

3) Das System der Milchsaftgänge in *Alisma Plantago*. Denkschriften d. kaiserl. Akad. d. Wissensch. Wien 1857, p. 27, 28.

4) Die Milchsaftgefässe und die verwandten Organe der Rinde. Berlin 1864. p. 22.

oder in sehr schneller Folge succedan in vier Tochterkörper theilt, zwischen denen dann Zellscheidewände sichtbar werden, so zwar, dass die Theilungsrichtungen radial vom Centrum gegen die Wand der Mutterzelle verlaufen (Fig. 3). Hierauf tritt eine weitere Theilung dieser Zellen ein durch Scheidewände, welche in dem gleichen Sinne verlaufen, und während dies geschieht, beginnen die Zellen in dem Centrum der Rosette, in welchem sie alle mit sehr spitzen Winkeln zusammenstossen, etwas von einander zu weichen und so die Eröffnung des Ganges zu bewirken (Fig. 4). Sobald dies der Fall ist, tritt beim Durchschneiden Milchsaft aus der Oeffnung hervor. Der Inhalt der Wandzellen besteht noch immer lediglich aus einem etwas stärker als in den übrigen Zellen lichtbrechenden Protoplasma. Durch das Millon'sche Reagens färbt sich dasselbe ziegelroth und zwar etwas intensiver, als das Protoplasma der übrigen Parenchymzellen, in denen dasselbe um diese Zeit bereits dünner wird, während Stärkekörnchen auftreten. Die Wandzellen haben nun ihre Theilung eingestellt, erleiden aber noch eine Zeit lang ein gewisses Wachsthum, namentlich der der Peripherie des Kanales parallelen Wände, wodurch der Kanal erweitert wird. Ihre Zahl dürfte 6 oder 8 nur selten überschreiten; die höheren Zahlen, welche UNGER[1]) angiebt, beziehen sich auf die von ihm fälschlich für Milchsaftgänge gehaltenen weiten Luftkanäle in den Gefässbündeln, welche v. MOHL[2]) schon längst als solche bezeichnet hatte. Das Protoplasma nimmt dann auch in den Wandzellen ab, und noch ehe das Blatt seine volle Grösse erreicht hat, sind diese Zellen von Protoplasma gänzlich entleert, sie enthalten nur noch eine wasserhelle, keinerlei Formelemente einschliessende Flüssigkeit und bleiben bei Behandlung mit dem Millon'schen Reagens ganz farblos. Die Membranen sind noch wie Anfangs höchst dünn und wölben sich in die Höhle vor. Mit dieser Beschaffenheit der Wandzellen steht es auch hier wiederum im Einklange, dass bei Blättern von halbwegs vorgerückter Grösse oder gar bei ausgewachsenen nach dem Durchschneiden nur geringe oder kaum

---

1) l. c. p. 28.
2) Vermischte Schriften, p. 149.

merkliche Mengen von Milchsaft sichtbar werden, während bei jungen Blättern bis etwa zu Zollgrösse sich binnen kurzer Zeit auf der Schnittfläche ein Milchsafttropfen ansammelt. Die Blüthenschäfte verhalten sich ebenso.

II. Die Gummibehälter der Linden, Marattiaceen und Cycadeen.

Nach KIESER [1], welcher alle Saftbehälter für erweiterte Intercellulargänge erklärte, soll man unter der letzten Knospe des Zweiges von *Tilia* die Entstehung der Gummikanäle aus Intercellulargängen sehr deutlich sehen, doch haben dieselben in seiner citirten Figur (l. c. Fig. 84) bereits einen grösseren Durchmesser als die umgebenden Zellen. MEYEN [2] äussert sich ebenfalls dahin, dass die Gummigänge durch Auseinandertreten von Zellreihen, also durch Erweiterung eines Intercellularganges, ohne Verletzung von Zellmassen, entstehen. Diese Ansichten wurden später von SCHLEIDEN [3] und v. MOHL [4] reproducirt. MORREN [5] stellte eine wirkliche entwickelungsgeschichtliche Untersuchung an, nur ging er nicht auf den frühesten Zustand zurück. Im ganz jungen Blattstiel sei der Gummigang von *Cycas revoluta* ein einfacher Hohlraum zwischen wenigen mit Stärkemehl erfüllten Zellen. Die Fig. 10, auf welche er hierfür verweist, stellt jedoch eine bereits geräumige, von sieben Zellen umgebene Höhle dar. In einem Blattstiele, dessen Blattfläche schon die schneckenförmige Knospenlage besitzt, fand er eine den Gang auskleidende Wand kleinerer und mit wenig Stärkemehl erfüllter Zellen, die im alten Blattstiel ihre Zahl vergrössert

---

1) Mémoires sur l'organisation des plantes. Harlem 1812. p. 107.
2) Ueber die Secretionsorgane der Pflanzen. Berlin 1837. P. 18, 22.
3) l. c. p. 247.
4) l. c. p. 37.
5) Bulletins de l'acad. de Bruxelles. Tom. VI. 2 (1839). p. 145—146.

und dickere Wände erlangt hatten, während ihr Stärkemehl für die Verdickung der Zellmembran verbraucht worden war. Diese aus eigenthümlichen Zellen gebildete Wand scheint Morren für eine spätere Neubildung zu halten, mit welcher sich die ursprüngliche Lücke inwendig auskleide [1]. Nach Harting [2] ist der erste Anfang der gummiführenden Kanäle im Parenchym der Marattiaceen schwer direct zu beobachten, weil sie einen farblosen Saft führen, und weil ihre umgebenden Epithelzellen Anfangs die gleiche Grösse besitzen wie die übrigen Zellen, und man sie nicht eher erkenne, als bis dieser Unterschied auftritt. Immer aber bemerke man, dass sie sich noch theilen, wenn die Theilung in den übrigen Zellen schon zu Ende ist. Er ist daher der Ansicht, dass die für andere derartige Saftbehälter angenommene Entstehungsweise auch hier Geltung habe. Wigand [3] glaubt sich dagegen bei den Cycadeen überzeugt zu haben, dass die Gummikanäle aus einer Reihe von Zellen entstehen, und das Gummi theils schon als Inhalt dieser Zellen vorhanden ist, theils aus der Verflüssigung der Zellwände hervorgeht.

Die Gummibehälter der Linde sind nicht von eigenthümlich gestalteten Zellen umgeben, sondern Höhlungen im gleichmässigen Parenchym. Sie finden sich in der Rinde und im Marke des Stammes, in grösserer Menge aber in den Stipulis und in den Knospenschuppen, und in letzteren ist auch ihre Entstehung leicht zugänglich. In den jugendlichen Knospenschuppen liegen in dem Gewebe dünnwandiger, protoplasmaführender Parenchymzellen an einzelnen Stellen Gruppen ebenfalls dünnwandiger, meist schon etwas grösserer Zellen, die durch ihren wasserhellen, nicht durch Protoplasma oder Formelemente getrübten Inhalt sich auszeichnen, der sich durch seine Gerinnbarkeit in Alkohol als Gummi zu erkennen giebt. Ich halte dieses Gummi nicht für eine frühzeitig erzeugte mächtige aufquellbare Verdickungsschicht der Membran, sondern für den Inhalt der dünnwandigen Zelle; denn

---

1) l. c. p. 147.

2) Monographie des Marattiacées. Leide et Dusseldorf 1853. p. 38, 42.

3) Ueber die Desorganisation der Pflanzenzelle. Pringsh. Jahrb. III. p. 150.

in noch früherem Zustande sieht man die letztere, wenn sie eben beginnt an ihrem grösseren Durchmesser erkennbar zu werden, noch mit Protoplasma erfüllt, und dieses wird in dem Maasse spärlicher, der Zellsaft in dem Maasse klarer, als die Zelle sich vergrössert [1]). Im weitern Verlaufe der Entwickelung werden die Zellen und ihr Gummigehalt entsprechend grösser (Fig. 5), die Membranen aber, mit denen diese Zellen unter sich und mit dem umgebenden Zellgewebe zusammenstossen, erleiden eine theilweise Auflösung, und zwar wahrscheinlich eine Umwandlung in Gummi, denn man sieht die so entstandenen Gummibehälter gewöhnlich noch von Resten der primären Membranen, die stellenweise in die allgemeine Gummimasse verfliessen, durchzogen (Fig. 6). Auch in den völlig ausgebildeten Knospenschuppen sind sehr häufig noch solche Spuren der Membranen der ursprünglichen Zellen zu finden. Die Anzahl der nebeneinander stehenden Zellen, aus deren Zerstörung der Hohlraum hervorgeht, ist schwankend: gewöhnlich finden sich mehr als zwei, bisweilen ist es aber auch nur eine einzige rings von gewöhnlichem Parenchym umgebene Gummizelle, die durch mehr oder minder fortgeschrittene Resorption ihrer Membran die Bedeutung einer Zelle mehr oder weniger mit der eines intercellularen Behälters vertauscht hat.

Die Gummibehälter im Stamme sind nur durch die in der Richtung des Stammes vorwiegende Ausdehnung von den vorigen verschieden, stimmen aber in Bezug auf ihre Entstehung mit ihnen ganz überein. Die der Rinde erleiden nicht selten noch eine fortgehende Erweiterung, indem eine Anzahl umgebender gewöhnlicher Rindezellen ebenfalls unter Gummibildung zerstört wird.

In den Wedeln von *Angiopteris evecta Hoffm.* finden sich zweierlei Arten von Gummikanälen: in der unter der Epidermis liegen-

---

1) Hartig (Entwickelungsgesch. des Pflanzenkeimes. Leipzig 1858. p. 38) hatte angegeben, dass in den »Schleimzellen« des Markes und der Rinde von *Tilia* die Verdickungsschichten in einem weichen schleimigen Zustande verharren. Durch Alkohol solle sich die Schleimmasse an die Zellwand zurückziehen. Ich habe nur Obiges beobachten können.

den Zone aus dickwandigen langgestreckten spindelförmigen Zellen bestehenden Gewebes steigen senkrechte mit einem dicken Gummi erfüllte Kanäle empor, welche nur von den Zellen des allgemeinen Gewebes umgeben sind. Das übrige, aus dünnwandigen Parenchymzellen gebildete und die Gefässbündel enthaltende innere Gewebe ist durchzogen von im Allgemeinen senkrecht, häufig auch schief verlaufenden, oft verzweigten und anastomosirenden Gummigängen, deren Wände aus einer Schicht kleinerer, dünnwandiger, mit convexen Wänden in die Höhle vorragender, isodiametrischer Zellen gebildet werden.

Die Entwickelung der ersterwähnten peripherischen Gummigänge beginnt damit, dass in dem zartwandigen protoplasmahaltigen Gewebe des jungen Wedels eine Zelle eine beträchtlichere Grösse als die umgebenden erreicht, indem während des Wachsthumes die letzteren noch fortfahren sich zu theilen, während erstere eine weitere Theilung nicht mehr erfährt (Fig. 7 *g*). Sehr bald füllt sich dann die grössere Zelle mit einem braungefärbtem Gummi, während das Protoplasma und der Zellenkern der Beobachtung entzogen werden. Im weiteren Verlaufe der Entwickelung erleiden nun diese in Reihen angeordneten Gummizellen eine Desorganisation der Membranen und nehmen so die Natur von Intercellularkanälen an. Die Zerstörung der Seitenwände erfolgt bisweilen nur unvollständig, so dass man im ausgebildeten Wedel nicht selten noch Reste derselben an den den Kanal umgebenden Zellen bemerkt (Fig. 8 *a*).

Auch die im inneren Gewebe enthaltenen von eigenthümlichen Zellen umschlossenen Gänge beginnen ihre Entwickelung mit einer einfachen Zelle, die aber durch keinen Grössenunterschied von den übrigen Parenchymzellen ausgezeichnet ist. Daher lässt sich dieselbe unter den letzteren nicht eher herausfinden, als bis sie ihre ersten Theilungsprocesse eingeht. Man sieht dann auf Querschnitten im Gewebe zerstreut rundliche Zellen, welche die übrigen an Grösse kaum übertreffen, aber durch eine Querwand in zwei Tochterzellen getheilt sind, deren Inhalt bereits eine weitere Zweitheilung vorbereitet oder mehr oder weniger schon erlitten hat (Fig. 9). Sobald sich diese vier Tochterzellen zeigen, beginnen auch ihre im Centrum der ursprünglichen

Mutterzelle zusammentreffenden Wände sich nach dieser Richtung hin abzurunden und somit daselbst von einander zu weichen. Der dadurch erzeugte intercellulare Raum ist der Anfang des Gummiganges, es tritt auch um diese Zeit bereits Gummi auf Querschnitten aus ihm hervor. Jene Zellen sind nun zu Wandzellen des Behälters geworden, sie enthalten reichliches Protoplasma und hin und wieder ein vereinzeltes Stärkekörnchen; das übrige Gewebe enthält dagegen neben Protoplasma viel Stärkemehl. In Folge des ferneren Wachsthumes des allgemeinen Gewebes erleidet auch der Intercellularkanal eine Erweiterung unter fortgehender Theilung seiner Wandzellen. Letztere hört jedoch in kurzer Zeit auf, sobald die Zahl der Wandzellen bis auf etwa 8 oder 10 gestiegen ist. Auch ein Wachsthum dieser Zellen dürfte dann kaum noch stattfinden, die zunächst angrenzenden Zellen des allgemeinen Parenchyms sind es, welche durch ihr Wachsthum den Kanal noch bis zu einem gewissen Grade erweitern, während die Wandzellen stellenweise von einander gerückt oder mehr flach gezogen werden. So findet man es bereits in dem Stiele junger Wedel, die eben ihre Aufrollung beginnen (Fig. 10). Das übrige Zellgewebe hat zu dieser Zeit um ein Geringes dickere Membranen erhalten und sein Zellinhalt besteht nur noch aus wässeriger Flüssigkeit, während die kleinen Wandzellen die ursprüngliche Zartheit ihrer Membranen beibehalten, ihren Inhalt aber auch bis auf geringe Protoplasmareste mit wasserheller Flüssigkeit vertauscht haben. Im ausgewachsenen Wedel endlich sind die Wandzellen gewöhnlich zusammengefallen, undeutlich und offenbar gänzlich abgestorben, daher Harting[1]) den Gummikanälen der Wedel das »auskleidende Epithel« ganz abspricht. Im Farnstocke, dessen Wachsthum im Verhältniss zu dem des Wedels ausserordentlich gering ist, sind auch im ausgewachsenen Zustande die auskleidenden Zellen der Kanäle noch unversehrt erhalten.

Die Entwickelung der Gummigänge der Cycadeen ist mir bis jetzt noch nicht zugänglich gewesen; da diese Organe aber mit den im innern Gewebe des Wedels von *Angiopteris* vorhandenen ganz gleichen Bau

---

1) l. c. p. 47.

haben, so wird man wohl vorläufig bei ihnen dieselbe Entstehung wie bei diesen vermuthen dürfen.

Das Gummi im Parenchym der Malvaceen, welches oft fälschlich als Inhalt von Intercellularkanälen betrachtet worden ist[1], ist die secundäre Membran besonderer Zellen (Vergl. Wigand, Desorganisation der Pflanzenzelle, Pringsh. Jahrb. III. p. 149, und meine Abhandlung über die anatomische Bedeutung und die Entstehung der vegetabilischen Schleime, ebendaselbst V. p. 166).

Bei der Gummikrankheit des Kirschbaumes findet man, wie Wigand[2] in einer sehr ausführlichen Untersuchung gezeigt hat, im Holze und im Baste der Aeste und Stämme mit Gummi erfüllte Hohlräume, welche dadurch entstehen, dass die Zellhäute des Anfangs an diesen Stellen vorhandenen Gewebes in Gummi verwandelt werden. Ich habe den anatomischen Theil dieser Angaben bestätigt, auch gezeigt, dass bei *Elaeagnus canadensis* ganz dieselben Erscheinungen vorkommen, zugleich aber nachgewiesen, dass ausser der Verwandlung von Zellmembranen in Gummi auch noch eine oft sehr beträchtliche Neubildung desselben auf Kosten der Nahrungssäfte der Pflanze stattfindet. In Bezug auf die Begründung dieses Satzes muss ich hier auf das Original[3] selbst verweisen.

---

1) Meyen, Pflanzenphysiologie p. 189; idem, Ueber die Secretionsorgane der Pflanzen p. 23.

2) l. c. p. 121 ff.

3) Pringsh. Jahrb. V. p. 184 ff.

III. Die Harzbehälter der Coniferen.

Während Link [1]) die Harzkanäle in der Rinde von *Pinus* und die kleinen Harzbehälter in den Blättern von *Thuja* und *Juniperus* richtig als intercellulare Gebilde erkannte, und Treviranus [2]) sogar für die der Fichte die Entstehung aus Intercellulargängen vermuthete, schrieb Moldenhawer [3]) denen der Kiefer eine eigne Haut zu und liess in ihrer Umgebung harzführende Gefässe vorhanden sein, eine Angabe, deren erste Hälfte Treviranus [4]) später bestritt, deren zweite er aber adoptirte. Die späteren Forscher hielten dagegen diese Organe stets für intercellular, und auch die Entstehung derselben wurde von den bedeutendsten Phytotomen der folgenden Zeit aus Intercellulargängen hergeleitet. Meyen [5]) beobachtete dies an *Salisburia adiantifolia,* doch lässt er die Erweiterung der Kanäle durch Hervortreten der hinter der anfänglich den Kanal auskleidenden Zellschicht liegenden Rindezellen stattfinden [6]), eine Angabe, welche v. Mohl [7]) später dahin berichtigte, dass die Wandzellen ihre Entstehung einer in den auseinanderweichenden Zellen eintretenden Theilung verdanken. Nur bei Göppert [8]) findet sich eine entgegengesetzte Angabe: die Harzgänge seien Anfangs von einer eigenen Membran umgeben, diese zerreisse, das Harz fliesse in das Zellgewebe aus, und durch Erweiterung der umgebenden Zellen werde der Harzgang hergestellt. Ferner ist hier zu erwähnen eine Ab-

---

1) Grundlehren der Anatomie und Physiologie der Pflanzen. Göttingen 1807. p. 91 und 93.

2) Beiträge p. 52.

3) Beiträge p. 160.

4) Ueber den eignen Saft der Gewächse etc. Zeitschr. für Physiol. von Tiedemann. 1. Band (1821) p. 150—151.

5) Phytotomie p. 191.

6) Ueber die Secretionsorgane p. 18.

7) Ueber die Gewinnung des venetianischen Terpentins. Bot. Zeit. 1859. p. 333.

8) De Coniferarum structura anatomica. Vratislaviae 1841. p. 15.

bildung, welche UNGER[1]) von den harzführenden Organen im Holze von *Pinus Cembra* giebt, und welche »ein Bündel dünnwandiger, polyedrischer oder prismatischer, der Achse paralleler Zellen« darstellt. Nach KARSTEN[2]) setzt sich bei der Fichte die Harzbildung im Umfange der Harzgefässe unter Umwandlung der Zellmembranen in Harz oft über grosse Strecken des Holzes fort. Auch WIGAND[3]) lässt das Harz durch Umwandlung von Zellmembranen entstehen, während das Terpentinöl in den sich auflösenden Zellen enthalten sei. Nach den Untersuchungen v. MOHL's[4]) sind verschiedenartige intercellulare Harzbehälter in den Geweben der Coniferen vorhanden, die wahrscheinlich auch in genetischer Hinsicht nicht alle mit einander übereinstimmen, eine Frage, deren Beantwortung vielleicht manche der vorstehenden Angaben aufklären würde. In dieser Richtung verdienstvoll ist die Arbeit von DIPPEL[5]), welche die verschiedenen Arten der Harzbehältnisse im Holze der Weisstanne untersucht. Die daselbst vorkommenden Harzgänge entstehen hiernach aus einem Holzparenchym, dessen mittlere Zellen aus ihrem Stärkemehl flüchtiges Oel erzeugen, und deren Membranen hierauf häufig aufgelöst werden, vielleicht ebenfalls unter Umwandlung in Terpentinöl.

Der Harzgang im Holze von *Pinus sylvestris* entsteht aus einer einfachen Reihe übereinanderstehender Cambiumzellen. Auf Querschnitten durch die Cambiumschicht sieht man, dass die Mutterzelle des Harzganges mit anderen Cambiumzellen in einer der radialen Reihen steht, welche sich aus dem Holzkörper durch die Cambiumschicht in den Bast erstrecken. Indem die umgebenden Zellen zusammengedrückt werden, erhält die Mutterzelle frühzeitig einen grösseren Durchmesser und eine im Umkreise runde Gestalt. Sie enthält Protoplasma und theilt sich sehr zeitig durch rechtwinklig sich kreuzende Längsscheidewände in vier Tochterzellen, welche, sobald ihre

---

1) Anatomie und Physiologie der Pflanzen. p. 205.
2) Ueber die Entstehung des Harzes etc. Bot. Zeit. 1857. p. 316.
3) l. c. p. 165.
4) Bot. Zeit. 1859. No. 39 und 40.
5) Bot. Zeit. 1863. p. 255—258.

Membranen gebildet sind, am gemeinsamen Berührungspunkte auseinanderweichen (Fig. 11 *i*), worauf sie sich nach dieser Seite hin abrunden. Kurze Zeit darauf findet man in dem so entstandenen Intercellularkanale Harz. Diese Vorgänge folgen sich so rasch, dass, wenn die Verholzung der benachbarten Cambiumzellen bis an den rindewärts gelegenen Rand des Harzkanals fortgeschritten ist, die Bildung des Kanales vollendet ist. Die einwärts vorspringenden parenchymatischen Wandzellen bleiben für immer zartwandig, aber auch die das letztere Gewebe zunächst umgebenden länger gestreckten, mit mehr oder weniger schiefen Querwänden versehenen Zellen behalten im fertigen Zustande unverholzte dünne biegsame Membranen. Daher kann sich das Harz in dem Kanale unter einem gewissen Drucke befinden, von welchem das Ausfliessen desselben auf Querschnitten Zeugniss giebt. Auch im ausgebildeten Zustande findet sich in den Wandzellen lediglich Protoplasma, welches nur spärlicher und durch wässerige Flüssigkeit verdünnter geworden ist; niemals ist Harz in ihnen enthalten.

Bisweilen, namentlich in besonders kräftig ernährten Sprossen, verwandeln sich die beschriebenen Harzkanäle in grössere harzführende Höhlen. Zunächst erfüllen sich die umliegenden Holzzellen und Markstrahlzellen mit Harz, welches wohl Erzeugniss des Zelleninhaltes ist, darauf verschwinden die Membranen dieser Zellen, es bildet sich eine mit Harz erfüllte Höhle. Jene Membranen werden daher wahrscheinlich in Harz umgewandelt. Aehnlich mag der Vorgang wohl auch bei den massenhaften Harzbildungen in den Kiefernstämmen sein.

Die unter der Epidermis verlaufenden Harzkanäle im Blatte von *Pinus sylvestris* sind von einem doppelten Kreise besonderer Zellen umgeben. Der äussere besteht aus bastfaserähnlichen, an 2‴ langen, verschmälert endigenden Zellen, deren Membranen bis nahe zum Verschwinden des Lumens verdickt sind, der innere den Kanal selbst bildende Kreis aus den gewöhnlichen sehr dünnwandigen, kurzen Parenchymzellen, welche papillenartig in die Höhle vorragen und auch im ausgebildeten Zustande noch eine gewisse Menge körnigen Protoplasmas enthalten. Auf dem Querschnitte durch ein sehr junges Blatt zeigt sich, dass auch hier die ganze Schicht der secernirenden

Wandzellen aus einer Mutterzelle hervorgeht, welche, sobald sich das Blattparenchym mit Chlorophyll erfüllt, als eine völlig farblose, durch stark lichtbrechendes Protoplasma helle, runde Zelle sichtbar wird, die von der Epidermis durch eine Lage grüner Zellen getrennt ist. Hierauf tritt sehr rasch eine Theilung in vier Tochterzellen ein, welche sofort nach ihrer Bildung in der Mitte von einander zu weichen beginnen und so einen Anfangs noch sehr engen Intercellularkanal eröffnen, der nun binnen Kurzem Harz in sich erscheinen lässt. Durch weitere Theilung der Wandzellen mittelst radialer Scheidewände wird die Anzahl derselben bis auf etwa acht erhöht und der Kanal noch um einiges erweitert. Zuletzt verlieren die etwas weiteren Zellen des nächstäusseren Kreises ihr Chlorophyll und erfüllen sich mit Verdickungsschichten. — In Fig. 12 ist die gleiche Entwickelung dieser Organe aus den jugendlichen Knospenschuppen der Laubknospe von *P. sylvestris* dargestellt.

Die Entstehung der Harzkanäle in der Rinde von *Pinus sylvestris* ist der eben beschriebenen im Wesentlichen gleich. Sie erfolgt etwa gleichzeitig mit der Anlage des Gefässbündelkreises, nur erfüllt sich das Rindeparenchym erst nach der Bildung der Kanäle mit Chlorophyll, und die um die Wandzellen stehenden Zellen sind nicht in der dem Blatte eigenthümlichen Weise ausgebildet, sondern stellen einen Uebergang von den letzteren zu denen des allgemeinen Rindeparenchyms dar; auch erreicht die Theilung der Wandzellen höhere Grade und der Kanal in Folge dessen einen grösseren Durchmesser[1].

Bei den grossen rundlichen Harzbehältern in den Blattkissen der *Thuja occidentalis* ist der Nachweis der Entstehung schwieriger, weil hier die Zellen der Wände keine wahrnehmbare Verschiedenheit von den übrigen zeigen und daher erst dann als solche erkannt werden können, wenn sie bereits ein Harztröpfchen umschliessen, von welchem es dann nicht mehr klar ist, ob es intercellularen oder intracellularen Ursprungs ist. Ich beobachtete jedoch

[1] Nach HOFMEISTER (Pflanzenzelle p. 259) sollen dagegen die Harzgänge in den chlorophyllhaltigen Theilen von *Pinus* durch Zerstörung balsamführender Zellen entstehen, welcher Vorgang von ihm sogar genau beschrieben wird. Es muss hier eine sehr flüchtige Beobachtung vorliegen.

Zustände, in welchen dieses Tröpfchen kleiner war als irgend eine Zelle des Gewebes und von etwa linsenförmiger Gestalt zwischen den umgebenden Zellen eingeschlossen war (Fig. 13), so dass es mir im höchsten Grade wahrscheinlich ist, dass auch hier die Entstehung des Behälters auf einem Auseinanderweichen von Zellen beruht. — Im Jugendzustande ist der Harzbehälter von ungefähr isodiametrischen, jedoch, wie die nächstäusseren, gegen den Behälter etwas abgeflachten, dünnwandigen und reichlich mit Protoplasma und einer Spur Chlorophyll versehenen Zellen umgeben. Zuletzt werden die Zellen der Seitenwände in Folge des Längenwachsthums des Internodiums beträchtlich verlängert, die der oberen und unteren Wölbung der Wand angehörigen behalten ihre nahezu isodiametrische Form. Da auch bis zur völligen Ausbildung die zunächst die Höhle begrenzenden Zellen einen Unterschied von denen der folgenden Schichten nicht erkennen lassen, so ist es auch nicht ohne Weiteres entschieden, ob auch bei der Vergrösserung des Harzbehälters jedwede Resorption von Zellen ausgeschlossen ist. Da jedoch in allen Entwickelungszuständen seine Wand durch fest aneinanderschliessende unversehrte Zellen glatt und ohne irgend eine Spur in der Zerstörung begriffenen Gewebes erscheint, so dürfte auch hier die Vergrösserung des Behälters lediglich auf Rechnung des Wachsthumes der umgebenden Zellschichte zu setzen sein.

Im Baste älterer Stämme von *Thuja occidentalis* finden sich senkrecht aufsteigende, grosse Strecken durchlaufende, kanalförmige harzführende Höhlen von rundlichem Querschnitt aber verschieden grossem Durchmesser. In den jüngeren Theilen des Bastkörpers, dessen charakteristische regelmässige Zusammensetzung hier als bekannt angenommen werden mag, fehlen sie gänzlich; sie entstehen nur in demjenigen älteren Baste, welcher noch in voller Lebensthätigkeit sich befindet. Sonst ist ihre Stellung an keine feste Regel gebunden. Irgend welche Structureigenthümlichkeiten, durch welche etwa die zukünftigen Harzbehälter vorgezeichnet wären, finden sich nicht. Die Entstehung dieser Organe beginnt damit, dass eine oder mehrere beisammenstehende Parenchymzellen sich mit Harz erfüllen. Dasselbe ist als Product des Inhalts dieser Zellen zu betrachten, denn

nach Entfernung des Harzes mittelst Alkohol erscheinen die Zellmembranen noch unversehrt, und im Innern der Zellen auch wohl noch stickstoffhaltige Substanzen und Stärkekörnchen. Solche Harzbildung lässt sich an vielen Stellen beobachten, in eigentlichen Bastzellen sowohl als ganz besonders in Markstrahlzellen. Veranlassung zu einer Kanalbildung wird dieselbe, wenn sie in einer dem zukünftigen Gange entsprechenden Ausdehnung erfolgt. Dann schreitet dieser Vorgang im Umkreise weiter fort, und in gleichem Maasse werden im Inneren die Zellmembranen aufgelöst. Der so gebildete Behälter ist mit Harz erfüllt, welches gewöhnlich durch zum Theil noch unversehrte Membranen in einzelne mehr oder weniger zusammengeflossene Portionen zertheilt ist. Entfernt man das Harz durch Alkohol, so bleiben jene Membranenreste stehen; die dickwandigen Bastfasern, welche der Auflösung am längsten widerstehen, werden von aussen nach innen desorganisirt, sie erscheinen oft noch mitten im Behälter bald unversehrt, bald äusserlich corrodirt, bald nur noch in undeutlichen, ihr enges Lumen umgebenden Resten. Die Substanz der Zellhäute wird wahrscheinlich auch in Harz übergeführt, unter welchen chemischen Processen stehe dahin. Dass aber hierbei sicher an zusammengesetztere Vorgänge zu denken ist, als an eine directe Umwandlung von Zellstoff in Terpentinöl, geht aus Folgendem hervor. Stets befindet sich das den Kanal zunächst umgebende, also der Desorganisation zunächst entgegengehende Gewebe in einem von dem übrigen Baste abweichenden Zustande. die dünnwandigen Zellen haben auffallend dünnere und schwächer lichtbrechende, darum undeutlichere Membranen, während dafür die Höhle derselben stickstoffhaltige körnige Substanzen und Stärkemehl in beträchtlich grösserer Menge als das umgebende Gewebe, dabei aber noch keine Spur von Harz enthält. Der Anfang der Harzbildung ist also jedenfalls im Zelleninhalte zu suchen und die weitaus grösste Menge desselben als ein Product dieses Theiles der Zelle zu betrachten, aber auch die Substanz der Membranen wird, nach der eben angeführten Thatsache zu urtheilen, zunächst wenigstens theilweise in Form einer löslichen Verbindung unter transitorischer Stärkebildung in den Zelleninhalt aufgenommen.

IV. Die Behälter ätherischen Oeles.

Die vorzüglich den vegetativen Organen angehörigen kugelrunden Behälter ätherischen Oeles wurden von den ältesten Anatomen unter dem unklaren Namen »Drüsen« mit vielerlei anderen Gebilden zusammengeworfen, und selbst in der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts war man noch wenig mit ihrer wahren Natur bekannt[1]. Nur MIRBEL[2] zeigte, dass die kugeligen Behälter eigenthümlichen Saftes in der Rinde von *Ptelea trifoliata* Höhlungen seien; sie würden Anfangs von einem feineren und zarteren Gewebe als die umliegenden Theile ausgefüllt; dasselbe zerreisse später fast immer und gebe die Veranlassung zur Entstehung der rundlichen Höhlung — ein Irrthum, der seine Erklärung in der Verwechselung der hinteren Wand des Hohlraumes mit einem ausfüllenden Gewebe findet. KIESER[3] legte zuerst mit Bestimmtheit den Oelbehältern im Blatte von *Citrus Aurantium* und *Hypericum perforatum* eine intercellulare Natur bei und schrieb ihnen eine Entstehung aus Intercellulargängen zu. Erst MEYEN[4] gab dieser Ansicht nochmaligen Ausdruck, und nach ihm dürfte wohl LINK[5] der einzige gewesen sein, welcher die Oelbehälter in den Blättern der Rutaceen, Myrtaceen und von *Hypericum* noch für Zellgruppen ausgab. Wo aber diesen Organen eine Entstehung aus Intercellulargängen zugeschrieben wird, wie zuerst bei KIESER, später bei v. MOHL[6], da dürfte das wohl nur ein Schluss nach Analogie sein; von einer Entwickelungsgeschichte existirt bis jetzt selbst nicht ein Versuch.

---

1) Vergl. TREVIRANUS, Beiträge zur Pflanzenphysiologie, p. 47. — MOLDENHAWER, Beiträge etc., p. 162. — SCHULZ, Die Natur der lebendigen Pflanze. Berlin 1823, p. 674—675. — DECANDOLLE, Physiologie végétale. p. 286.

2) Exposition et défense etc. p. 179. Fig. 2, 3.

3) Mémoires sur l'organisation des plantes. Harlem 1812. p. 107.

4) Ueber die Secretionsorgane der Pflanzen. Berlin 1837. p. 55—57.

5) Vorlesungen über die Kräuterkunde. Berlin 1843. p. 150.

6) Veget. Zelle. p. 37.

Die rundlichen Behälter ätherischen Oeles in den Blättern von *Myrtus communis* liegen zum grössten Theile unter der Epidermis der Oberseite, spärlich auf der Unterseite. Da sie nicht alle gleichzeitig, sondern innerhalb einer gewissen Periode während des Jugendzustandes der Blätter nacheinander entstehen, so finden sich in jungen Blättern von 1—2‴ Länge alle ihre Entwickelungsstadien vereinigt. Auf Schnitten, welche in der Richtung der Blattfläche die Epidermis nnd die an diese grenzende grüne Zellschicht von der Oberseite solcher Blätter abheben, lassen sich diese Zustände am vortheilhaftesten sichtbar machen. Das erste Stadium ist eine runde, wie die übrigen dünnwandige, aber chlorophylllose, mit körnigem Protoplasma reichlich erfüllte Zelle von etwas grösserem Durchmesser als die grünen Zellen. Dieses Organ wird bedeckt von zwei halbrunden, mit den geraden Scheidewänden aneinander grenzenden Epidermiszellen, welche, wie Querschnitte durch das Blatt erweisen, etwa um die Hälfte flacher sind als die übrigen Oberhautzellen, so zwar dass ihre äussere Wand in der Ebene der Epidermisoberfläche liegt. Auch im ausgebildeten Zustande, wo die übrigen Epidermiszellen ihre charakteristischen geschlängelten Seitenwände angenommen haben, sind jene Verhältnisse noch dieselben. In jungen Blättern von der bezeichneten Grösse finden sich ferner Zustände, an denen zunächst das Protoplasma der Mutterzelle des Conceptaculums in vier Tochterkörper zerfallen erscheint (Fig. 14 *A*), zwischen denen schon mehr oder weniger deutliche Scheidewände sichtbar sind. Betrachtet man diese Entwickelungszustände auf Querschnitten durch das Blatt, so lassen sie ebenfalls zwei rechtwinklig sich kreuzende Scheidewände erkennen. Somit erfolgt die Theilung der Mutterzelle in drei gegen einander rechtwinkligen Richtungen; in welcher Folge oder ob überhaupt nachweisbar ungleichzeitig, bleibe dahingestellt. So entstehen acht Tochterzellen von kugeloctandischer Gestalt, alle mit ihren Scheiteln im Centrum der früheren Mutterzelle zusammentreffend und mit letzterer in ihrer Beschaffenheit genau übereinstimmend. Wenn diese Vorgänge vollendet sind, so erscheint alsbald im Mittelpunkte zwischen den Membranen der dort zusammenstossenden, nun zu Wandzellen des Behälters werdenden Tochterzellen die erste

Spur ätherischen Oeles; auch zwischen denjenigen Theilen der nunmehr fast einen Halbkreis beschreibenden Scheidewände, mit denen diese Zellen seitlich einander berühren, tritt vom Centrum gegen die Peripherie fortschreitend ätherisches Oel auf, gleichsam als Intercellularsubstanz dieser ganzen Zellgruppe (Fig. 14 *B*). Hierauf wird nun durch Wachsthum des umgebenden Gewebes das ölerzeugende Organ vergrössert; die Wandzellen, von denen die eine oder die andere hierbei bisweilen noch eine Theilung erleidet, werden in der Richtung der Peripherie des Behälters ausgedehnt, ihre Anfangs halbkreisförmig vorspringenden Membranen verlieren mehr und mehr ihre Wölbung, die Gestalt der Zellen wird immer flacher. Mit der dadurch erzielten Vergrösserung des Intercellularraumes geht eine Vermehrung des darin enthaltenen Secretes Hand in Hand. Während dieser die Ausbildung des Oelbehälters beschliessenden Vorgänge nimmt die Dichte des Protoplasmas in den Wandzellen allmählich ab; diese sind schliesslich nur noch mit einem wässerigen, verdünnten Protoplasma erfüllt; die Membranen sind wie Anfangs dünnhäutig; die Gestalt der Zellen ist sehr flach gedrückt. — Eine äusserlich am unverletzten Blatte leicht zu beobachtende Erscheinung erklärt sich nun aus der hier gegebenen Entwickelungsgeschichte der Oelbehälter. Betrachtet man unverletzte junge Blätter von der oben angegebenen Grösse im durchfallenden Lichte unter Glycerin, so geben sich die Oelbehälter an ihrem helleren Aussehen zu erkennen, und auch das in ihnen enthaltene Oel ist in Gestalt eines kugeligen Tröpfchens von starkem Lichtbrechungsvermögen sichtbar. In der Grösse dieser Tröpfchen lassen sich bei einigem Suchen leicht alle Uebergänge von der kleinsten eben sichtbaren Grösse bis zum grossen Tropfen auffinden. Die kleinsten Tröpfchen liegen in den kleineren hellen Stellen, die grössten in den grossen, fertigen Behältern. Somit würde sich mittelst dieses einfachen Versuches an den durchstochenen Blättern irgend einer Pflanze mit ziemlicher Sicherheit die etwaige gleiche Entstehungsweise ihrer Oelbehälter constatiren lassen. So finde ich in den ganz jugendlichen Blättern von *Hypericum perforatum*, an denen die erforderlichen Flächenschnitte sich gar nicht ausführen lassen würden, auf die eben angegebene Weise

ganz dieselben Erscheinungen, ja die Epidermis ist hier durchsichtig genug, um sogar die in verschiedenem Grade auseinander gewichenen farblosen Wandzellen des Behälters deutlich erkennen zu lassen. (Fig. 15 *A*, *B*). Den letztgenannten Organen ist daher die gleiche Entstehung wie denen von *Myrtus* zuzuschreiben.

Die kugelrunden Behälter ätherischen Oeles in der Rinde von *Ptelea trifoliata* gehen zur Zeit, da die Internodien noch ganz kurz sind, ebenfalls aus einer Mutterzelle hervor, welche sich durch beträchtliche Grösse von den übrigen Rindezellen unterscheidet. Sie enthält wie die übrigen in dieser Entwickelungsperiode ein dichtes feinkörniges Protoplasma. Querschnitte zeigen etwas später den Protoplasmakörper in vier Portionen gesondert, welche alsbald in der Mitte von einander zu weichen beginnen, während sie sich mit einer sehr dünnen Membran umkleiden (Fig. 16 *i*); auf diese Weise bildet sich zwischen diesen Zellen der Hohlraum, der sich nun alsbald mit flüchtigem Oele erfüllt zeigt. Alles Gewebe ist auch in dieser Periode noch protoplasmareich, nur sind die nunmehrigen Wandzellen des Behälters und etwa noch die folgende Zellschicht farblos und sehr dünnwandig, während sich in den übrigen Rindezellen bereits Chlorophyll eingefunden hat und die Zellwände etwas dicker geworden sind. Bis zum fertigen Zustande vermehren sich die vorhandenen Wandzellen nur noch wenig, ihr Protoplasma wird etwas dünner, die Zellwände bleiben dünnwandig, und ihre freien Theile sind in der charakteristischen Weise gegen die Höhle vorgewölbt.

Die Oelbehälter in den Umbelliferenfrüchten wurden von Decandolle [1]) als Höhlungen im Zellgewebe betrachtet, welche dadurch entstanden seien, dass das Secret dem Zuge seiner Schwere folgend sich durch das zarte Gewebe Bahn breche [2]). Meyen [3]) hielt sie für Intercellularkanäle, auf welche er die schon oben bei den Milchsäftkanälen von *Rhus* mitgetheilte Vorstellung der Entstehung ebenfalls bezog. Den Versuch einer wirklichen Entwickelungsgeschichte dieser

---

1) Mémoires sur la famille des Ombellifères. Paris 1829. p. 11.

2) Physiologie végétale, p. 289.

3) Ueber die Secretionsorgane der Pflanzen, p. 18.

Organe hat dagegen Jochmann [1]) gemacht. Nach ihm entstehen die Vittae kurz vor der Blüthezeit als Intercellularkanäle und sind Anfangs von wenig Zellen umgeben, welche später in grösserer Anzahl auftreten sollen. Hierfür wird auf Fig. 17 der genannten Arbeit verwiesen, in welcher jedoch der Intercellularkanal schon entstanden und ziemlich geräumig ist, so dass sich daraus noch nichts Bestimmtes über seine Entstehung ergiebt. Wigand [2]) endlich sagt, ihm schiene der Balsam in diesen Organen durch Auflösung von Zellen zu entstehen. — Zur entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung der in Rede stehenden Organe dienten mir *Carum Carvi*, *Pastinaca sativa* und *Heracleum Sphondylium*. Alle zeigten folgendes Uebereinstimmende. Schon vor dem Oeffnen der Blüthe sind auf Querschnitten durch den unterständigen Fruchtknoten die späteren Oelkanäle vorgezeichnet durch rosettenförmige Gruppen rundlicher Zellen, welche durch ein etwas stärker lichtbrechendes, mehr oder weniger gelblich gefärbtes dichtes Protoplasma von den übrigen gleichfalls Protoplasma führenden Zellen unterschieden sind und daher bei Behandlung des Schnittes mit dem Millon'schen Reagens intensiver roth gefärbt werden als das übrige Gewebe. An vielen dieser Zellen bemerkt man Theilungen durch Scheidewände, welche gegen den Mittelpunkt der Zellgruppe gerichtet sind. Es ist daher nicht zu zweifeln, dass die letztere überhaupt aus einer Mutterzelle auf diese Weise hervorgegangen ist. Bei allen drei Pflanzen ist es nun auffällig, dass sich diese Zellen bis zu einer beträchtlichen Anzahl vermehren können, ohne dass sie zu einem Intercellularkanale auseinander treten. Sie berühren sich daher nicht alle in einem Punkte, wie es sonst bei den Saftbehältern Regel ist, sondern sind auf dem Querschnitte in zwei an den Enden verbundene an einander liegende Reihen geordnet, welche der Aussenfläche des Ovariums parallel laufen (Fig. 17). Nach dem Verblühen tritt nun das erste Oel zwischen beiden Zellreihen auf, die dadurch erst zur Bildung eines Zwischenzellraumes von einander getrieben werden. Hier ist also nicht die Vermehrung der

1) De umbelliferarum structura et evolutione nonnulla, p. 20.

2) l. c. p. 164.

späteren Wandzellen, sondern die Entstehung des Oeles zwischen ihnen die nächste Ursache der Erzeugung des Intercellularkanales, ähnlich wie zwei aufeinander liegende Papierstreifen ohne eine Vergrösserung ihrer Flächen durch Annäherung der beiden Enden auseinanderweichen müssen. Die Vermehrung der Wandzellen dauert hierauf so lange fort als das befruchtete Ovarium noch an Grösse zunimmt, und vergrössert daher die Vittae in der Richtung des Umfanges des Ovariums. Auch in dieser Periode besitzen die Wandzellen noch ihre anfängliche Beschaffenheit: sie sind dünnwandig, reichlich mit Protoplasma erfüllt und grenzen mit seicht convexen Wänden an den Intercellularkanal. Im Reifezustande sind sie dagegen zu einer dünnen braunen Schichte vertrocknet, welche eine Zellenstructur nicht mehr erkennen lässt.

Die Saftbehälter in den Früchten von *Hedera Helix* sind weite Intercellularkanäle, welche den Basttheilen der das Fruchtfleisch durchziehenden Gefässbündel angehören. Sie enthalten ein Gemenge aus einem schleimigen Gummi und einem ätherischen Oele. Das letztere hängt an den Wänden in zahlreichen grossen Tropfen, welche vom Gummi umhüllt werden und bei ihrer Entfernung durch Alkohol das letztere in Form eines feinen, der Grösse der Tropfen entsprechenden Netzwerkes zurücklassen. Wasser macht es aufquellen und verschwinden. Die Entwickelungsstadien, welche ich untersuchte, reichten bis kurz nach dem Abblühen zurück; in diesem Zustande fanden sich noch Gefässbündel, in denen die Bildung des Kanales eben begann. Das Gefässbündel hat dann seine ersten Gefässe ausgebildet. Ich fand in der Mitte des Bastbündels eine Rosette von vier mit etwa halbkreisförmigen Membranen gegen einander gerichteten und im Mittelpunkte etwas auseinander gewichenen, wie die übrigen dünnwandigen Zellen, welche ein dichtes Protoplasma und nicht undeutlich je einen Zellenkern enthielten. In dem zwischen ihnen gebildeten Hohlraume war bereits ein kleines Oeltröpfchen in etwas schleimiger Flüssigkeit vorhanden (Fig. 18). Auch diese Organe entstehen also als Intercellulargänge. Die Ausbildung der letzteren zu den weiten Kanälen geschieht dann wiederum dadurch, dass die Wandzellen sich durch radiale Scheidewände theilen, die Tochterzellen aber immer wieder zur Grösse

der Mutterzellen heranwachsen. Zugleich bilden sich die aussen zunächst angrenzenden Zellen zu einem von dem umgebenden eigentlichen Parenchym des Fruchtfleisches verschiedenen Gewebe aus: während jenes seine rundlichen Zellformen annimmt und sich mit seinen eigenthümlichen Stoffen (fettes Oel, Farbstoffe etc.) erfüllt, enthalten diese Zellen allein Protoplasma und theilen sich ausser durch radiale auch durch der Peripherie des Kanales parallele Wände. So erzeugt sich um den Kanal eine allmählich bis auf etwa sechs Zellschichten an Mächtigkeit zunehmende Gewebsscheide von kleinen, gegen den Kanal abgeflachten, protoplasmahaltigen Parenchymzellen, welche denen der eigentlichen Kanalwand ganz gleichen.

V. Die Kanäle in den Gefässbündeln monokotyledoner Pflanzen, der Equisetaceen und der Nymphäaceen.

Die erste hierher gehörige Angabe ist die Beobachtung Bernhardi's [1]), dass in den Ringgefässen des Maisstengels die Ringe meist nur an einem Punkte befestigt sind, mit den übrigen Theilen aber von der Wand völlig frei im Gefässe liegen, wobei jedoch die Anwesenheit einer Haut im Umfange des die Ringe einschliessenden Raumes, von welcher sich die letzteren nur losgerissen hätten, angenommen wird [2]). Dagegen wurde diesen Organen ihre wahre Bedeutung zugleich mit der Angabe ihrer Entstehung schon bei Kieser [3]) zuerkannt, wo es heisst: »im alten Maisstengel, wo sich das Zellgewebe um die ringförmigen Gefässe oft zu einer Lücke erweitert, in welcher die einzelnen Ringe locker hängen«, und (l. c. p. 94): »Bei manchen Monokotyledonen, z. B. *Zea Mais*, und bei *Commelyna erecta*, bilden sich unregelmässige Luft-

---

1) Ueber Pflanzengefässe. Erfurt 1805. p. 28. Fig. 7, 8, 10.
2) l. c. p. 41.
3) Phytotomie. Jena 1815. p. 89.

behälter aus den Ringgefässen.« MEYEN [1]) bildete diese Kanäle auf einem Stammdurchschnitte von *Potamogeton natans* ab und beschrieb sie als kleine cylindrische Kanäle, welche von langgestreckten parenchymatischen Zellen gebildet werden und wahrscheinlich Luft führen. Auch bei *Zea Mais* hat er dieses Organ gesehen und gedenkt dabei des Mangels jeglicher die Ringe umschliessenden Haut [2]). Unabhängig von diesen Angaben zeigte v. MOHL [3]), dass die weiten für Gefässe gehaltenen Röhren in den Gefässbündeln von *Scirpus lacustris*, *Cyperus Papyrus*, *Sagittaria sagittifolia* und *Alisma Plantago* intercellulare Kanäle seien, theilte jedoch nichts über ihre Entstehung mit. Ferner giebt TRÉCUL [4]) an, dass bei *Nuphar luteum* die Spiralgefässe eingeschlossen sind in der Mitte einer sich erweiternden Lücke und später in derselben ganz verschwinden. Endlich zeigte CASPARY [5]), dass der Intercellularkanal im centralen Gefässbündel von *Anacharis canadensis* seine Entstehung der Resorption eines ursprünglich daselbst vorhandenen, durch Ringstücke verdickten Gefässes verdankt. Er hält es ferner für wahrscheinlich, dass den Gefässbündelkanälen in den Internodien von *Zannichellia palustris* und von *Potamogeton*arten (*praelongus, natans, lucens*) [6]) sowie denen von *Najas* [7]) die gleiche Entstehung zukommt. Später gab CASPARY [8]) noch an, dass auch im Blüthenstiel von *Butomus umbellatus* und im Luftstamme von *Tradescantia virginica*, *Cyperus Papyrus*, *Scirpus maritimus*, *Phragmites communis* ein Strang von ring- und schraubenförmig verdickten Zellen sich in eine cylindrische Lücke umwandele.

Nach den hier vorliegenden neueren Beobachtungen und Vermuthungen würde bei allen genannten Pflanzen der Gefässbündelkanal einem und demselben Vorgange, nämlich der Resorption der Anfangs seine Stelle einnehmenden Gefässe seine Entstehung verdanken. Die Unter-

---

1) Harlemer Preisschrift. T. IV. Fig. 4 hh.
2) Neues System der Pflanzenphysiologie I. p. 297.
3) Vermischte Schriften. p. 149.
4) Ann. des sciences nat. 3. sér. IV. p. 317—319. Pl. 12. Fig. 15—18.
5) Die Hydrilleen. Pringsh. Jahrb. I. p. 439—440.
6) l. c. p. 385. 7) l. c. p. 383 u. 440.
8) Ueber die Gefässbündel der Pflanzen. Monatsber. der königl. Akad. der Wissensch. zu Berlin. 10. Juli 1862. p. 458.

suchungen, die ich an Pflanzen aus fast allen monokotyledonen Familien angestellt habe, haben gezeigt, dass es drei verschiedene Arten der Entstehung dieser Kanäle giebt.

1. Anacharis canadensis.

Im centralen Gefässbündel des Stammes und in den Querzweigen desselben, welche in den Knoten nach den drei quirlständigen Blättern verlaufen, erscheint frühzeitig ein transitorisches durch Ringstücke verdicktes Gefäss, welches die Mitte des ganzen Gefässbündels einnimmt. Um dieses Gebilde in seiner ganzen Ausdehnung zu beobachten und sich von der sehr rasch vorübergehenden Existenz desselben zu überzeugen, bringt man eine von den älteren Blättern möglichst befreite Knospe in mässig verdünnter Schwefelsäure und mit einem Deckglase bedeckt unter das Mikroskop. Es zeigt sich dann, dass diese Bildung nur auf etwa vier dem Vegetationspunkte vorhergehende Internodien beschränkt ist. Im jüngsten derselben erweist sich das Gefäss durch das allmähliche Verschwinden der Ringstücke nach aufwärts als eben in der Entstehung begriffen, und in dem diesem Internodium vorangehenden Knoten sind nur erst die untersten Zellen der drei Gefässzweige mit Ringstücken verdickt. Im nächst älteren, längeren Internodium sind die Ringstücke auf der ganzen Länge desselben fertig, und auch im zugehörigen Knoten sind die folgenden Ringstückzellen der nach den Blättern laufenden Aeste ausgebildet. Doch sieht man in der Mitte des Internodiums die Verdickungsstücke etwas von einander gerückt und etwas schwächer lichtbrechend als die übrigen. Im dritten abermals längeren Internodium sind sie an den beiden Enden noch unverändert erhalten, gegen die Mitte zu nehmen sie aber unter Vergrösserung ihrer Distanzen rasch an Deutlichkeit ab, und eine beträchtliche Strecke in der Mitte des Internodiums ist ganz frei von ihnen. Im vierten Internodium ist endlich alles verschwunden. Es liegt also hier in der That eine Resorption eines Gefässes vor, und zwar tritt dieselbe hiernach stets mit dem Längenwachsthume des Organes ein. Daher bleiben auch die Gefässe der transversalen Aeste im Knoten zumeist erhalten, weil das Wachsthum des Stengels in ihrer Längsrichtung un-

bedeutend ist. Querschnitte durch ein Internodium in diesem Entwickelungszustande zeigen, dass das centrale Gefäss mit Flüssigkeit erfüllt ist, welche CASPARY[1]) ebenfalls bemerkt hat, und die wohl als der Träger der Resorptionswirkung zu betrachten ist. Mit dem Undeutlichwerden der Verdickungsstücke erfahren die das Gefäss zunächst umgebenden, rosettenartig gestellten langgestreckten Zellen eine Vermehrung durch Theilung mittelst senkrechter radialer Scheidewände. Auf diese Weise erhält der durch die Auflösung des Gefässes entstandene Intercellularkanal einen grösseren Durchmesser.

Im centralen Gefässbündel von *Najas marina* ist vor der Entstehung des Intercellularkanales in den jungen Internodien kein solches Gefäss wie bei *Anacharis* zu beobachten. Das Gefässbündel besteht durchweg aus engen langgestreckten dünnwandigen Zellen mit horizontalen oder etwas schiefen Querwänden, und der centrale Gang entsteht aus einer einfachen Reihe solcher Zellen, indem die Membranen der letzteren sich auflösen. In Folge der Vermehrung der umgebenden Zellen erhält der Kanal bei weiterer Entwickelung einen grösseren Durchmesser. Das Uebereinstimmende mit *Anacharis* liegt also darin, dass eine die Längsachse des Gefässbündels einnehmende Reihe von Elementarorganen durch Auflösung der Membranen sich in einen Intercellularkanal umwandelt, das Abweichende darin, dass diese Elementarorgane hier noch ehe sie zu einer Gefässbildung gelangt sind, die Desorganisation erleiden. Von einer Entstehung des Kanales durch Resorption eines G e f ä s s e s kann also hier streng genommen nicht gesprochen werden.

Von den übrigen untersuchten Monokotyledonen gehört keine weiter zu diesem, die überwiegende Mehrzahl derselben vielmehr zum folgenden Typus.

2. Hydrocharis Morsus ranae.

Der Stamm und die Blätter dieser Pflanze enthalten in den Gefässbündeln einen Intercellularkanal, welcher wie der von *Anacharis* aus kreisförmig gestellten, langgestreckten dünnwandigen Zellen gebildet

---

1) l. c. p. 459.

wird und mit Flüssigkeit, die nur hin und wieder eine Luftblase enthält, erfüllt ist. An der Stelle dieses Kanales steht in jugendlichen Organen ein mit Saft erfülltes Ringgefäss, das erste, welches in dem jungen Gefässbündel auftritt, und welches unter Schwefelsäure betrachtet als eine Reihe spindelförmiger Zellen sich darstellt, welche mit ihren verjüngten, Ringe von abnehmendem Durchmesser enthaltenden Enden an einander liegen, daher man auch häufig auf Querschnitten durch Blattstiele nicht wie gewöhnlich einen, sondern zwei nebeneinander liegende kleinere Ringe findet. Bald vermehren sich nun die ringsum stehenden Zellen durch Theilung mittelst radialer Längsscheidewände (Fig. 19), so dass der Durchmesser des von ihnen umschlossenen Kanales grösser wird als der des darin enthaltenen Ringes. Zu gleicher Zeit schreitet auch das Längenwachsthum des ganzen Organes lebhaft fort. Auf diese Weise wird das Gefäss in einen Intercellularkanal umgewandelt, und die Ringe werden weit von einander entfernt, aber nicht resorbirt. Man kann sich hiervon überzeugen, wenn man dieselben in Organen von verschiedenen Altersstadien durch Behandlung von Stücken derselben mit Schwefelsäure aufsucht. Blattstiele können hierzu nicht benutzt werden, weil sie ausserhalb der Kanäle noch unversehrte Gefässe mit ganz ähnlichen Ringen enthalten. Im centralen Gefässbündel des Blüthenstieles und der die Hibernakeln tragenden Stiele finden sich dagegen ausser zwei in gleicher Weise aus Ringzellen entstehenden Intercellularkanälen keine ringförmig verdickten Elemente weiter, welche mit jenen verwechselt werden könnten. Im ganz jungen, kurzen Hibernakelstiele liegen die Ringe noch in ziemlich kleinen Distanzen. In einem Stiele von 7,15‴ Länge fand ich ihre Entfernung bereits 0,13‴; in einem älteren, etwa dreimal längeren, nahezu ausgebildeten betrug auch der Abstand der einzelnen Ringe durchschnittlich das Dreifache des vorigen, und in einem etwa viermal längeren waren die Ringe wiederum entsprechend weiter von einander entfernt. Es leuchtet ein, warum man unter diesen Umständen auf Querschnitten ausgewachsener Organe in der Regel keine Ringe innerhalb der Kanäle zu Gesicht bekommt. Von einer Entstehung dieser Kanäle durch Resorption kann hiernach keine Rede sein. Zwar ist die primäre Membran

der Ringgefässe zeitig verschwunden, allein das ist eine allgemeine Erscheinung aller Ring- und Spiralgefässe, die ein bedeutendes Längenwachsthum erlitten haben. Nur derjenige Vorgang kann als Ursache der Entstehung des Kanales betrachtet werden, welcher bewirkt, dass der Durchmesser des von der umstehenden Zellschichte eingeschlossenen Raumes grösser wird als der der Ringe.

Potamogeton natans enthält im centralen Gefässbündel des Stammes mehrere Intercellularkanäle. In jungen Internodien fehlen sie; an jeder Stelle, wo sie später erscheinen, stehen hier die ersten Ringgefässe gruppenweise in ziemlich beträchtlicher Anzahl, an der Stelle der grösseren Kanäle bis zu zwanzig. Bei fortschreitender Entwickelung vergrössert sich der Kreis der umgebenden Zellen in Folge der Vermehrung derselben durch Theilung mittelst radialer Scheidewände und des Wachsthums der so gebildeten Zellen. Dadurch wird diese Gefässgruppe in ihrer Mitte oder anderwärts zerrissen oder weicht an einer Stelle von dem umgebenden Gewebe zurück (Fig. 20). So entsteht ein ziemlich geräumiger Intercellularkanal, an dessen Wänden die Ringe jener Gefässe einzeln oder gruppenweise haften. Auch im erwachsenen Internodium ist dies noch deutlich, nur erscheinen wegen der beträchtlichen Verlängerung des ganzen Organes die Ringe auf Querschnitten weniger zahlreich als im jugendlichen Zustande. Im ausgebildeten Stamme sind die den Kanal bildenden Zellen noch eng, langgestreckt und dünnwandig. Der Inhalt des Kanales ist wässerige Flüssigkeit mit Luftblasen untermengt.

Der Gefässbündelkanal von *Alisma Plantago* und *Sagittaria sagittifolia* entsteht gleichfalls dadurch, dass das älteste oder gewöhnlich mehrere beisammen stehende älteste Ringgefässe und bisweilen auch einige zartwandige Zellen von einer Schichte langgestreckter dünnwandiger Zellen rings umgeben sind, welche in Folge beträchtlicher Vermehrung einen weiten Intercellularkanal eröffnen (Fig. 21 *A*, *i*). Diese Zellen sind auch im ausgebildeten Zustande dünnwandig, nur an den Kanal grenzen sie mit etwas verdickten Membranen. An den Wänden des Kanales aber sieht man hin und wieder die Ringe der ursprünglichen Gefässe hängen (Fig. 21 *B*); auf der Längsansicht stehen sie in

weiten Entfernungen von einander. Der Gang enthält hier Luft von Anfang an, so dass wohl schon aus diesem Grunde schwerlich an eine Resorption der Gefässringe gedacht werden könnte. Nach UNGER [1]) sollen diese Kanäle bei *Alisma* gleichfalls Milchsaft führen. Dieser Irrthum ist erklärlich durch den Umstand, dass die Milchsaftgänge des inneren Gewebes um die Gefässbündel vereinigt stehen, und ihr ausfliessender Saft auf Querschnitten leicht in jene Höhle dringen kann. Stellt man an eingetrockneten Pflanzen den Querschnitt her, so findet man immer den Gefässbündelkanal leer, nur die Milchsaftgänge durch den eingetrockneten Milchsaft schwarz.

Bei *Scirpus lacustris* liegt der Luftkanal in dem einwärts gekehrten Theile des Gefässbündels an der Stelle, wo im jugendlichen Zustande das erste oder gewöhnlich die ersten Ringgefässe entstehen. Diese sind um diese Zeit von zartwandigen Gefässbündelzellen umstellt, welche in der gewöhnlichen Weise in Folge ihrer Vermehrung einen immer grösseren Raum zwischen sich erzeugen und desshalb aus dem Verbande mit den Ringgefässen treten, deren dicke Ringe dann im ausgebildeten Zustande auf Längsschnitten in weiten Entfernungen von einander an den Kanalwänden hängend gesehen werden. Rindewärts grenzt dann der Kanal an die den übrigen Gefässen verwandten engeren Elementarorgane des Gefässbündels; an den übrigen Stellen hat sich das umgebende Gewebe zu der Gruppe bastfaserartiger langgestreckter dickwandiger Zellen ausgebildet, welche hinten das Gefässbündel halbmondförmig umgiebt. Die unmittelbar an den Kanal grenzenden Zellen dieses Gewebes sind aber einseitig verdickt: die Wände, mit denen sie an einander und an den Kanal stossen sind dünn, die abgekehrten an die übrigen Zellen grenzenden Membranen sind wie die der letzteren bastartig verdickt. — Ganz dieselbe Beschaffenheit haben die Gefässbündelkanäle aller übrigen von mir untersuchten Cyperaceen. Gewöhnlich kann man sich noch im ausgebildeten Zustande der Pflanze die Entstehung derselben veranschaulichen. Die Gefässbündel sind

---

1) Das System der Milchsaftgänge in *Alisma Plantago*. Denkschriften d. kaiserl. Akad. d. Wissensch. Wien 1857. p. 28.

meist in verschiedenen Grössen vorhanden, und dem entsprechend finden sich auch ununterbrochene Uebergänge vom unversehrten Ringgefässe, dessen Ringe ringsum von Gewebe umgeben werden, bis zum geräumigen, mit den Ringen der ursprünglichen Gefässe erfüllten Luftkanal.

In den hier beschriebenen, wie in den meisten übrigen Fällen wird der Kanal von den Zellen des Gefässbündels allein gebildet. Als ein Beispiel, wo auch die Zellen des Markes an der Herstellung desselben betheiligt sind, führe ich *Tradescantia Lyonii* an. Die grösseren Gefässbündel des Stengels zeigen hier an der Stelle der ersten einwärts gelegenen Ringgefässe einen weiten, schon mit unbewaffnetem Auge erkennbaren Luftkanal, welcher ringsum bis auf die gegen die Rinde zu schauende Seite von dem allgemeinen grosszelligen, dünnwandigen Markparenchym umgeben ist. Das Gleiche ist auch in den grösseren Gefässbündeln des Stammes von *Anthericum Liliago* der Fall. Die Ringe der ursprünglichen Gefässe findet man auch bei diesen Pflanzen im ausgebildeten Zustande in entsprechenden Entfernungen von einander in den Kanälen unverändert erhalten.

3. Sparganium ramosum.

Ein mit keinem der beiden bisher geschilderten Typen übereinstimmender Vorgang liegt der Entstehung der Luftkanäle in den Gefässbündeln von *Sparganium ramosum* zu Grunde. Bei *Typha angustifolia* findet man in den Gefässbündeln des Blattes keinen Luftgang, sondern nur ein sehr weites leiterförmig verdicktes, wohlerhaltenes Gefäss, umgeben von langgestreckten, dickwandigen, nur an das Gefäss mit dünnen Membranen grenzenden Zellen. Bei *Sparganium* ist der Sachverhalt im Allgemeinen ebenso; aber in den grösseren Gefässbündeln ist die Erweiterung des Leitergefässes durch das Wachsthum des umgebenden Gewebes so weit getrieben worden, dass die verhältnissmässig dünne Gefässwand bis zum Undeutlichwerden sich ausgedehnt und vertheilt hat, so dass man nur bisweilen und stellenweise noch eine undeutliche Zeichnung derselben, oft aber gar keine Spur einer Membran mehr wahrnimmt. Dann ist das Gefäss zu einem in

Bezug auf seine Wandzellen mit denen der Cyperaceen übereinstimmenden Intercellularkanale geworden.

Es mögen hier noch einige Angaben über die Verbreitung von Gefässbündelkanälen unter den Monokotyledonen Platz finden.

1. *Gramineae.* Es beruht auf einem Irrthume, wenn Caspary[1]) angiebt, im Luftstamme von *Phragmites communis* sei ein Strang ring- und schraubenförmig verdickter Zellen in eine cylindrische Lücke umgewandelt. Im Stamme wie im Blatte besteht jedes Gefässbündel in seinem einwärts liegenden ältesten Theile aus zwei bis drei in radialer Richtung liegenden und rindewärts an Durchmesser zunehmenden Ringgefässen, welche von der an der Markseite liegenden halbmondförmigen Gruppe bastfaserähnlicher Zellen eingeschlossen werden. Letztere stehen ringsum mit den dicken, in kurzen Zwischenräumen übereinanderliegenden Ringen in Berührung oder sind nur in wenigen Fällen kaum merklich von denselben zurückgewichen; nur in den grösseren Bündeln der Blätter ist die Höhlung, welche jene Zellscheide umschliesst, ein wenig grösser als der Durchmesser der Ringe, was als ein Anfang der Kanalbildung anzusehen ist. Ganz ebenso sind die Verhältnisse bei *Leersia oryzoides*, *Phleum pratense*, *Poa fertilis*, *Triticum vulgare*, *Hordeum vulgare*, *Elymus arenarius*, *Erianthus strictus*. Eine ausgeprägtere Kanalbildung in den grösseren Gefässbündeln zeigen dagegen *Tripsacum dactyloides*, *Panicum Crus galli*, *Zea Mais*.

2. *Cyperaceae.* Diese Familie scheint sich durch eine allgemein verbreitete sehr ausgezeichnete Kanalbildung in den Gefässbündeln von der vorigen zu unterscheiden. Wie *Scirpus lacustris* (s. o.) verhalten sich *Carex sp.*, *Scirpus sylvestris*, *maritimus*, *Heleocharis palustris*, *Eriophorum latifolium*, *Cyperus fuscus*.

3. *Xyris macrocephalus* besitzt in den Gefässbündeln des Stammes und der Blätter Kanäle, welche mit denen der Cyperaceen ganz übereinstimmen. Dagegen fehlen bei *Restio cinerascens* in den hier über-

---

1) Ueber Gefässbündel, l. c. p. 458.

haupt sehr kleinen Gefässbündeln die Kanäle gänzlich, die ältesten Gefässe stehen in festem Zusammenhange mit dem umgebendem Gewebe.

4. *Aroideae.* Bei *Arum maculatum* erzeugt sich kein Kanal in den Gefässbündeln; wohl aber besitzen die grösseren Bündel von *Acorus Calamus* einen grossen Luftkanal, der in genetischer und anatomischer Hinsicht in nichts von dem der Cyperaceen verschieden ist.

5. *Typhaceae.* Ueber *Typha* und *Sparganium* vgl. p. 137.

6. *Pandaneae.* Im Blatte von *Freycinetia sp.* finde ich nur ein weites wohlerhaltenes leiterförmig verdicktes Gefäss.

7. *Dioscoreae. Dioscorea Elephantopus* entbehrt der Kanäle.

8. *Jrideae.* Blatt und Stamm von *Jris Pseud-Acorus* enthalten keine Kanäle, nur weite unversehrte Gefässe.

9. *Amaryllideae* (*Leucojum vernum*),

10. *Bromeliaceae* (*Tillandsia Leiboldiana Schldl.*, *Annanassa sativa*) und

11. *Haemodoreae* (*Lanaria plumosa Ait.*, *Velosia intermedia Seub.*) entbehren der Gefässbündelkanäle.

12. *Juncaceae. Luzula albida* enthält zwar nicht im Blatte, wohl aber im Stamme Gefässbündelkanäle, auch *Iuncus conglomeratus* zeigt in den grösseren Bündeln einen Anfang dieser Bildung. Die Kanäle stimmen in Bezug auf Entstehung, Stellung und umgebende Gewebe mit denen der Cyperaceen ganz überein.

13. *Commelynaceae.* Ueber *Tradescantia Lyonii* vgl. p. 137.

14. *Melanthaceae. Tofieldia calyculata, Colchicum autumnale* haben kanallose Gefässbündel.

15. *Liliaceae.* Bei *Allium fistulosum, glaucum, Ornithogalum nutans* kommt diese Bildung nicht vor, wohl aber bei *Anthericum Liliago* (vgl. p. 137).

16. *Smilaceae.* Die Gefässbündel von *Paris quadrifolia, Smilacina racemosa, Asparagus caspicus* sind kanallos.

17. *Palmae.* Hier dürften, nach der vorhandenen Palmenanatomie zu urtheilen, Gefässbündelkanäle nicht vorkommen; von den Blättern von *Borassus flabelliformis* kann ich dies selbst bestätigen.

18. Unter den *Cannaceae* besitzen *Canna indica* und *commutata*, und unter den

19. *Musaceae Musa sapientum* in den Gefässbündeln der Blätter nur ein sehr weites mit eng aufgewundenen Spiralleisten oder treppenförmig verdicktes unverletztes Gefäss.

20. *Orchideae.* Auch hier habe ich an *Orchis maculata*, *Epipactis latifolia*, *Listera ovata*, *Limodorum eburneum*, *veratrifolium* Gefässbündelkanäle vergebens gesucht.

21. *Najadeae.* Ueber *Najas marina* vergl. p. 133.

22. *Potamogetoneae. Potamogeton natans* (nach Caspary noch andere Arten) mit mehreren saftführenden Kanälen im centralen Gefässbündel.

23. *Alismaceae.* Ueber *Alisma Plantago* und *Sagittaria sagittifolia* vergl. p. 135.

24. *Butomeae.* Im Blüthenstengel und in den Blättern von *Butomus umbellatus* enthalten die Gefässbündel einen weiten Luftgang, welcher mit dem von *Alisma* und *Sagittaria* übereinstimmt. Die ausgewachsenen Organe enthalten Gefässbündel von sehr verschiedenen Grössen, in denen sich alle Entwickelungsstadien der Kanäle auffinden lassen.

25. *Hydrocharideae.* Auch hier scheinen Gefässbündelkanäle allgemein verbreitet zu sein. Beobachtet sind sie an *Hydrocharis Morsus ranae* und *Anacharis canadensis* und anderen Arten dieser Gattung nach Caspary.

Das Vorkommen der in Rede stehenden Organe ist nicht auf die Monokotyledonen beschränkt. Bei den Equisetaceen finden sich in dem markwärts liegenden Theile der Gefässbündel des Stengels lufterfüllte Kanäle, welche schon von Bischoff [1] als solche dargestellt worden sind. Schacht [2] hat, auf die Beobachtung Caspary's an *Anacharis* sich beziehend, die Vermuthung ausgesprochen, dass diese Luftgänge ebenfalls durch Resorption eines Gefässes entstehen, weil nur im jun-

1) Kryptogamische Gewächse. Nürnberg 1828. p. 34.

2) Lehrbuch II. p. 565.

gen Theile der Wurzel von *Equisetum hiemale* ein sehr weites centrales Spiralgefäss zu finden sei, dessen Anfangs sehr dicke Spiralbänder allmählich dünner werden und zuletzt sammt der Querwand der Gefässzellen verschwinden sollen. Doch hat schon Bischoff[1]) gezeigt, dass die Wurzel von *Equisetum hiemale* nur einen centralen Gefässstrang enthält, von einem Kanale ist in demselben nichts zu finden; selbst das grosse centrale spiral-netzförmige Gefäss finde ich, auch in ganz alten Wurzeln, mit seinen dicken Bändern unversehrt erhalten. Im Stengel dagegen entsteht der von langgestreckten, ziemlich dünnwandigen Zellen des Gefässbündels eingefasste luftführende Kanal aus einer im jugendlichen Zustande an dieser Stelle vorhandenen Gruppe ringförmig verdickter Elemente wiederum dadurch, dass die umgebende Gewebsscheide ihre Zellen in tangentialer Richtung vermehrt und so die Gefässe zum Auseinanderweichen veranlasst. Die Ringe der letzteren bleiben dabei an den Wänden des Kanales hängen und rücken in Folge des fortdauernden Längenwachsthumes des Stengels immer weiter auseinander, sie kommen daher im ausgewachsenen Stengel nicht auf jedem Querschnitte zu Gesicht.

Unter den Cryptogamen sind diese Kanäle auf die Equisetaceen beschränkt. Es sollen zwar nach Caspary[2]) bei *Salvinia* dergleichen in derselben Weise entstehen wie bei *Anacharis*, wofür Mettenius (Beiträge zur Kenntniss der Rhizokarpeen, p. 46) als Autor citirt wird; es hat jedoch letzterer weder an der herbeigezogenen Stelle, noch irgend anderwärts dergleichen Kanäle bei *Salvinia* angegeben.

Endlich sind auch unter den Dicotyledonen Beispiele von Gefässbündelkanälen bekannt. Trécul (s. oben) hat gezeigt, dass im Blattstiele von *Nuphar luteum* die Spiralgefässe eingeschlossen sind in der Mitte einer sich erweiternden Lücke; sie sollen stellenweise zerreissen, und die Enden solcher Stücke sich ringförmig umkrümmen, darauf die Fäden, welche so entstandene Ringe verknüpfen, resorbirt werden und letztere allein übrig bleiben — eine Vorstellung, welche auf der irrigen

---

1) l. c. p. 35.
2) Ueber Gefässbündel, l. c. p. 458.

Annahme einer Umwandlung von Spiralgefässen in Ringgefässe beruht und welcher offenbar nur die Beobachtung des gleichzeitigen Vorkommens von Spiralbändern, freien Ringen und durch Spiralbänder verbundenen Ringen in einem und demselben Elementarorgane zu Grunde liegt. Endlich aber sollen alle Spuren der Gefässe im Blattstiele gänzlich verschwinden. Dasselbe zeigt nach Trécul [1]) auch der Blattstiel von *Victoria regia*, nicht aber der von *Nelumbium*. Auch nach Caspary [2]) entstehen in den Blatt- und Blüthenstielen aller Arten von *Nymphaea*, *Nuphar*, *Euryale*, ebenso in den Internodien von *Brasenia* Kanäle durch Verschwinden von Spiral- und Ringgefässen. Die gleiche Entstehung schreibt Caspary auch den Gefässbündelkanälen von *Aldrovandia vesiculosa* [3]) und *Ceratophyllum demersum* [4]) zu.

Bei *Nuphar luteum* enthalten im jungen Blattstiele von einigen Linien Länge die Gefässbündel in ihrem centripetalen Theile eine Gruppe von Ring- und Spiralgefässen, umgeben von dünnwandigen Zellen, welche etwas weiter als die übrigen Gefässbündelzellen und in eine regelmässige Rosette um jene Gefässgruppe derart geordnet sind, dass ihre Seitenwände radial gegen die letztere verlaufen. Es entsteht dann wiederum in der beschriebenen Weise ein luftführender Intercellulargang, umgeben von länglichen mit geraden oder wenig schrägen Querwänden versehenen, wässerigen Saft führenden Zellen. Auch hier findet man die Ringe und Spiralfasern der ursprünglichen Gefässe auf Querschnitten um so seltener, je ältere, längere Blattstiele man untersucht. Der Längsschnitt klärt wiederum den Sachverhalt auf: je länger der Blattstiel, in desto grösseren Entfernungen liegen die Verdickungsstücke. Selbst im ausgebildeten Blattstiele von 8″ Länge fand ich die Wände der Kanäle mit zahlreichen, und zwar völlig wohl erhaltenen, scharf umschriebenen, stark lichtbrechenden Ring- und Spiralfaserstücken bedeckt.

Das centrale Gefässbündel von *Ceratophyllum demersum* besteht in

---

1) Ann. d. sc. nat. 4. sér. I. p. 151.

2) Ueber Gefässbündel l. c. p. 458.

3) Bot. Zeit. 1859. No. 14.

4) Pringsh. Jahrb. I. p. 383.

den jungen ganz kurzen Internodien allein aus engen langgestreckten dünnwandigen Zellen, wie das von *Anacharis* und *Najas*. Hier sind es aber mehrere den Mittelpunkt des Gefässbündels einnehmende neben einanderstehende Zellen, welche bereits in diesem Zustande, ohne dass charakteristische Verdickungsschichten gebildet werden, ihre Membranen resorbiren und so den centralen Intercellulargang herstellen. *Ceratophyllum* würde sich also unmittelbar an *Najas* anschliessen.

VI. Die luftführenden Hohlräume des Parenchyms.

Die luftführenden Hohlräume erklärte Mirbel [1]) durch Zerreissung und durch Desorganisation des Zellgewebes entstanden. Link [2]) legt ihnen ebenfalls eine Entstehung durch Zerreissung in Folge der Ausdehnung der umliegenden Theile zu Grunde, unterscheidet aber die Luftbehälter der Wasserpflanzen als »zusammengesetzte Zellen«, deren Wände wiederum von kleineren Zellen gebildet seien [3]). Doch liess schon Rudolphi [4]) die Lücken bei manchen Pflanzen von Anfang an vorhanden sein; aber erst Treviranus [5]) zeigte, dass sie zwar im Marke durch Zerreissung, im Gewebe der Wasserpflanzen aber aus Intercellulargängen entstehen. Dagegen sollten nach Moldenhawer [6]) die Luftlücken im Pisang und in den Blattstielen der Nymphäen Anfangs mit kleinen zarten Zellen, welche später einschrumpfen, erfüllt sein. Für die letzteren Pflanzen sprachen sich aber Schulz [7]), Amici [8]) und Meyen [9])

1) Traité d'anatomie et de physiologie végétale. Paris 1802. I. p. 73—75, 215.

2) Grundlehren der Anatomie und Physiologie der Pflanzen. Göttingen 1807. p. 98—99.

3) l. c. p. 19. 4) l. c. p. 151. 5) Beiträge p. 89.

6) Beiträge p. 166—168.

7) Natur der lebendigen Pflanze. Berlin 1823. p. 668.

8) Ann. d. sc. nat. Tom. II. (1824). p. 238.

9) Neues System. p. 302.

wieder in TREVIRANUS' Sinne aus; doch wurde eine Entstehung durch Zerreissung von MEYEN ausser für die Markhöhlen auch für die Luftbehälter in den Blättern von *Pandanus, Sparganium,* der *Musaceen,* von *Carex* und *Phragmites,* sowie in *Equisetum* und *Hippuris* angenommen [1]. Auch für die Luftgänge von *Scirpus lacustris* behauptete MEYEN Anfangs die nämliche Entstehung [2], später aber hielt er sie, wie die eigentlichen Luftgänge überhaupt, für erweiterte Intercellularkanäle, und die darin enthaltenen Flocken sternförmiger Zellen für die Reste der zerrissenen Querwände [3]. TRÉCUL [4] verfolgte die Entwickelung der Luftgänge im Blattstiele von *Nuphar luteum*; er sah im jugendlichen Zustande die engen Luftgänge umgeben von dreieckigen Zellchen, welche später zu den hexagonalen, in die verzweigten Haare auswachsenden Zellen heranwachsen, und von mit jenen abwechselnden zu drei an einander liegenden sehr schmalen Zellchen, den Anlagen der späteren Längswände. Von diesen drei Zellen glaubt er, dass sie ursprünglich aus einer einzigen durch Theilung hervorgehen. Nach SCHLEIDEN [5] entstehen geradezu alle Luftbehälter durch Zerstörung von Gewebstheilen, nach KÜTZING [6] sind die Gänge in *Alisma Plantago, Acorus Calamus, Scirpus lacustris* Anfangs mit Parenchym erfüllt, dessen Zellen später sternförmig und endlich aufgelöst werden, und UNGER [7] trennt die Luftgänge der *Canna* und der *Equisetum-, Juncus-* und *Scirpus*arten von den übrigen, als durch Zerreissung, wie die Höhlen des Markes entstanden. In *Nymphaea* aber sollen nach UNGER [8] die aus den Zellen hervorwachsenden Sternhaare die umgebenden Zellen zu einer Höhle auseinanderdrängen. Bei den Najadeen [9] und bei *Aldrovandia vesiculosa* [10] beobachtete CASPARY die

1) Phytotomie p. 206. — Harlemer Preisschrift p. 155, 157—158. — Neues System p. 314—316.
2) Phytotomie p. 199.
3) Harlemer Preisschrift p. 157.
4) Ann. d. sc. nat. 3. sér. IV. p. 313.
5) Grundzüge. 3. Aufl. 1849. I. p. 247 ff.
6) Philosophische Botanik I. p. 316.
7) Anatomie und Physiologie der Pflanzen. p. 201.
8) l. c. p. 356. Fig. 120.
9) Pringsh. Jahrb. 1. Bd. p. 385.
10) Bot. Zeit. 1859. No. 15.

Entstehung der Luftgänge im Parenchym durch Auseinanderweichen von Zellen.

Das Mark der Stengel von *Phragmites communis* und von *Cicuta virosa*, sowie des Blüthenschaftes von *Taraxacum officinale* besteht im jugendlichsten Zustande aus isodiametrischen, dünnwandigen, wässerigen Saft und etwas Protoplasma mit Zellkern enthaltenden Zellen. Bei *Phragmites* hört das Wachsthum derselben bald auf mit der Zunahme des Längen- und Querdurchmessers des Internodiums gleichen Schritt zu halten; es weichen an zahlreichen von einander getrennten Punkten die Zellen auseinander, und die so entstandenen lufthaltigen Zwischenräume kommen durch Fortschreiten dieses Processes allmählich zur Vereinigung. Dadurch entsteht ein grösserer Hohlraum, dessen Wände aus mehr oder weniger vorragenden Portionen des unregelmässig zerklüfteten ursprünglichen Gewebes gebildet sind. Die Zellen haben ihr Protoplasma zum grössten Theile und den Zellkern verloren und enthalten nur wässerige Flüssigkeit; manche, die nur noch mit einer kleinen Fläche dem Zellgewebe ansitzen, enthalten keinen Zellsaft mehr und sind zusammengefallen. *Cicuta* unterscheidet sich nur dadurch, dass die Trennung der Zellen an einem einzigen Punkte in der Mitte des Stengelgliedes beginnt, wesshalb die Zellen im Umkreise mehr vereinigt bleiben und in der Richtung der Höhlenwand bedeutend gestreckt werden, und der fertige Hohlraum statt von rundzelligen Flocken von einer Lage collabirten Gewebes ausgekleidet ist. Im jungen Blüthenschafte von *Taraxacum* besteht das Mark aus fast kubischen, in regelmässige Längsreihen geordneten Zellen. Die Höhlenbildung wird dadurch bewirkt, dass die Zellreihen nicht vermehrt werden, während der Umfang des Stengels eine Vergrösserung erfährt; sie schreitet mit der letzteren von unten nach oben fort. Die Trennung der Zellreihen beginnt in der Mitte des Markes und erfolgt unregelmässig, so dass die Höhle von verschieden weit vorragenden Reihen umgeben wird. Endlich zerreissen letztere selbst an verschiedenen Stellen, und ihre Fetzen verleihen der Höhlenwand eine unebene Beschaffenheit.

In der Rinde der Equisetaceen liegt ein Kreis von Luft-

kanälen, welche mit den Gefässbündeln alterniren. Im Knospenzustande besteht die Rinde aus gleichartigen Parenchymzellen, welche ein körniges Protoplasma mit Zellenkern und sehr kleine Stärkekörnchen enthalten. Die an der Stelle des künftigen Luftkanales liegenden Zellen erhalten zunächst einen etwas grösseren Durchmesser als die übrigen, ohne dass sich ihr Inhalt entsprechend vermehrt, daher sie sich auch durch einen dünneren Inhalt auszeichnen. Indem nun diese Zellen an mehreren Orten etwas von einander und von den umgebenden Zellen zurückweichen, bilden sich mehrere weite Intercellulargänge (Fig. 22), welche erst durch fortgesetztes Auseinanderrücken jener Zellen zur Vereinigung kommen. Der so gebildete luftführende Hohlraum wird dann von den mehr oder weniger nach innen vorragenden, oft nur noch mit einer kleinen Fläche mit dem übrigen Gewebe zusammenhängenden ursprünglichen Zellen umgeben. Eine Veränderung findet dabei an diesen Zellen nicht statt, nur erscheinen diejenigen, welche nur durch eine kleine Fläche noch mit dem umgebenden Gewebe zusammenhängen, oft zusammengefallen in Folge des Verlustes ihres Zellsaftes. Im Rhizome verschwinden bei fortschreitender Ausbildung die geformten Inhaltsbestandtheile aus den Rindezellen, im Luftstamme erfüllt sich dagegen das die Kanäle umgebende Rindeparenchym mit Chlorophyll.

In den Blattscheiden der Gramineen bildet sich das zwischen den parallel aufsteigenden Gefässbündeln liegende Parenchym zum grössten Theile in Luftlücken um, welche in gewissen Entfernungen von Querscheidewänden durchzogen werden, die aus mehreren Lagen Parenchymzellen bestehen und einen Gefässbündelquerast enthalten. Die Entwickelung der Luftlücken stimmt genau mit derjenigen bei *Equisetum* überein: im ausgebildeten Zustande führen die Parenchymzellen nur noch wässerige Flüssigkeit mit spärlichem Chlorophyll. In der Blattfläche unterbleibt aber die Bildung des Intercellularraumes, hier stehen an dessen Stelle noch die ursprünglichen weiten Zellen mit ziemlich derben, schwach getüpfelten Membranen und farblosem wässerigem Inhalte; die umgebenden kleineren Mesophyllzellen sind dagegen reichlich mit Chlorophyll versehen: ein Uebergang zwischen bei-

den Zellenarten findet nicht statt [1]. Bei den *Carex*arten sind die Verhältnisse dieselben, nur setzt sich die Bildung der Lufträume auch in die Blattfläche hinein fort, und nur gegen die Blattspitze zu bleiben die ursprünglich vorhandenen grossen farblosen Zellen auch im ausgebildeten Zustande im gegenseitigen Verbande; man findet daher auch im fertigen Blatte die verschiedenen Entwickelungsstadien der Hohlräume neben einander. Ebenso sind auch die Verhältnisse in den Blättern von *Luzula alba* und *maxima*.

Hieran schliessen sich die Hohlräume in den Stengeln und Blättern der *Scirpus*-Arten. Im jugendlichen Blüthenschafte von *Sc. lacustris* besteht das Parenchym aus isodiametrischen Zellen mit farblosem Protoplasma und deutlichem Nucleus. Später tritt eine Differenzirung derart ein, dass auf Querschnitten die zerstreut stehenden Gefässbündel unter sich durch Reihen länglicher Zellen verbunden sind, wodurch ein Netzwerk in dem Parenchym entsteht, welches der Stellung der aus einfachen Zellschichten bestehenden Längsscheidewände im fertigen Stamme entspricht. Das übrige Gewebe besteht noch aus rundlichen Zellen, welche aber bereits den Anfang zur sternförmigen Gestalt zeigen und in der Folge immer ausgeprägtere Sternform annehmen; endlich reissen in Folge ferneren Wachsthumes des Stammes die langgezogenen Strahlen theils unter sich, theils und vorzüglich von dem umgebenden Gewebe los. Der Zusammenhang mit den die Luftkanäle durchziehenden Querwänden bleibt dagegen in der Regel unversehrt. Letztere bestehen nämlich, wie bei den im Folgenden zu betrachtenden Lufträumen der Wasserpflanzen, aus einer Lage fest verbundener tafelförmiger Zellen, und im vorliegenden Falle findet zwischen dieser Zellschicht und den in der Lufthöhle enthaltenen Sternzellen ein allmählicher Formübergang und festerer Zusammenhang statt. Daher haftet der grösste Theil jenes Gewebes an den Querwänden, und die Längswände schieben sich wegen ihres starken Längenwachsthumes über dasselbe hinweg; nur stellenweise hängt auch eine Portion dieses Gewebes an den Längswänden, die daher keine durchgehends glatte Oberfläche

---

1) Vergl. auch MEYEN, Harlemer Preisschrift, T. IV. Fig. 1 und 2.

besitzen. Die Sternzellen haben im ausgebildeten Zustande noch ihre ursprünglich dünnen Membranen, auch die Gestalt ist meist noch sehr deutlich erhalten, nur bisweilen mehr oder weniger verzerrt. Ebenso verhalten sich die Hohlräume in anderen *Scirpus*arten (*Sc. maritimus, sylvestris*), desgleichen bei *Heleocharis palustris, Eriophorum latifolium*; auch gehören die Lufträume in den Blättern von *Iris Pseud-Acorus* hierher.

In allen bisher beschriebenen Fällen war das Auseinanderweichen der Zellen des ursprünglich massiven Gewebes der einzige Vorgang, welcher die Bildung des Hohlraumes veranlasste; jene Zellen fanden sich auch im ausgebildeten Organe, wenn auch in ihrer Form bisweilen verändert, an den Wänden des Hohlraumes vor. Noch ein zweiter Vorgang kommt bei *Typha* hinzu. Im Allgemeinen stimmt die Entwickelung der Luftlücken im Blatte von *Typha latifolia* mit der eben beschriebenen der *Scirpus*arten überein. Aber im Innern und namentlich an den Rändern des sternförmigen Gewebes finden sich langgestreckte, auf dem Querschnitte rundliche, ebenfalls dünnwandige Zellen, welche schon frühzeitig mit einem in Wasser rasch aufquellenden Gummi erfüllt sind, in welchem ein Bündel nadelförmiger Krystalle von kleesaurem Kalk ausgeschieden ist. Beim ferneren Wachsthume des Gewebes vergrössern sich auch diese Zellen, ihr Gummi vermehrt sich, und die Raphidenbündel werden grösser. Wenn dann die Bildung des Luftbehälters durch Trennung der sternförmigen Zellen erfolgt, so werden die Membranen der Gummizellen zum grössten Theile in Gummi verwandelt. An den Wänden des Luftganges hängt dann nicht nur das zusammengefallene Gewebe der Sternzellen, sondern auch ein mehr oder weniger in Gummi desorganisirtes Gewebe in Form von Gummiklumpen, welche die Raphidenbündel enthalten. Hier ist also auch eine wirkliche Zerstörung einzelner Zellen, auf Resorption der Membranen beruhend, bei der Bildung des Intercellularraumes betheiligt. Aehnlich sind die Verhältnisse bei *Sparganium ramosum*, nur liegen hier die Gummizellen mehr vereinzelt und fast nur an den Wänden der Luftbehälter, wo sie in der Regel unversehrt und mit dem umgebenden Gewebe in Verbindung bleiben. Aehnliche Schleim und Raphiden führende Zellen

fand MORREN [1]) an den Querwänden der Luftgänge von *Musa paradisiaca.*

Die in Vorstehendem beschriebenen Luftbehälter kommen in ihrer Entstehung alle darin überein, dass dasjenige Gewebe, in welchem unmittelbar der Hohlraum gebildet wird, ein geringeres Wachsthum erleidet, als dasjenige, von welchem das genannte Gewebe eingeschlossen ist, und dass daher der Hohlraum von keiner glatten Wand umgeben ist. Das in den Wasserpflanzen so allgemein verbreitete »zusammengesetzte Zellgewebe« der alten Anatomen besteht dagegen aus ringsum glattwandigen Hohlräumen, indem die umgebenden Zellen sowohl in den Längs-, wie in den Querwänden in sehr regelmässigen Ebenen angeordnet sind und in der Regel nur einfache Zelllagen darstellen, deren jede somit immer zwei Luftlücken zugleich angehört. Die Entwickelungsgeschichte von *Alisma Plantago*, *Sagittaria sagittifolia*, *Butomus umbellatus*, *Hydrocharis Morsus ranae*, *Acorus Calamus*, *Limnanthemum Nymphoides* und von *Potamogeton sp.* lehrt, dass auch diese Behälter durch Trennungen im Zellgewebe zu Stande kommen. Die im jugendlichen Organe noch allseitig aneinander liegenden Zellen des Parenchyms erleiden, sobald das Wachsthum desselben beginnt, nur noch Theilungen in denjenigen Richtungen, welche die einschichtigen Zelllagen im fertigen Organe einnehmen und müssen daher nach allen übrigen Richtungen des Querschnittes von einander weichen.

Es erhellt, dass sich für den letztgenannten Zelltheilungsprocess ein bestimmtes Gesetz feststellen lassen würde, wenn sich in der Gestalt und Grösse der Luftlücken eine Regelmässigkeit ausspräche. Eine solche existirt nun aber für die vorgenannten Pflanzen kaum, da sie sowohl in der Nähe der zerstreut stehenden Gefässbündel, als auch gegen die Oberfläche des Pflanzentheiles, wo die Gänge bis zum Verschwinden an Weite abnehmen, gestört erscheint. Dagegen wird sie in den geräumigen Blattstielen der Nymphäaceen von jenen allerdings auch vorhandenen Störungen nicht in dem Grade beeinflusst, dass sie sich der Beobachtung unzugänglich machen könnte.

1) Bulletins de l'acad. Bruxelles. T. VI. 1. (1839) p. 188—189. Fig. 8. 10. 11.

Die Abbildung, welche Trécul [1]) von einem Querschnitte durch einen jungen Blattstiel von *Nuphar luteum* gegeben hat, lässt schon eine Regelmässigkeit der Zelltheilung vermuthen, wenngleich der Gang derselben in dem Alter des untersuchten Blattstieles nicht mehr nachgewiesen werden kann.

Auf einem Querschnitte durch ein ganz junges Blatt der *Nuphar advena* von etwa 1‴ Länge, an welchem die Blattstielanlage sich eben von der Blattfläche geschieden hat, erscheint das zarte Gewebe noch ohne Luftkanäle (Fig. 23 *A*). Die Anlagen der Gefässbündel bestehen aus einer geringen Anzahl kleinerer Zellen (*f*, *f*). Das Parenchym ist aus regelmässig verbundenen, unter einander gleich grossen, auf dem Querschnitte rhombischen Zellen zusammengesetzt, so zwar, dass die langen Diagonalen derselben im Allgemeinen derjenigen Linie parallel sind, welche von dem Blatte nach dem Mittelpunkte des Stammes gezogen gedacht wird. An den Eckpunkten, wo immer vier Zellen zusammentreffen (*i*), sind die Membranen stärker verdickt, und die Mitte dieser viereckigen Stellen ist manchmal schon von einem sehr engen Intercellulargang durchbrochen, dem Anfang des späteren Luftkanales. Hierauf theilt sich jede dieser Zellen durch eine Längsscheidewand, welche der kurzen Diagonale entspricht, also dem Stamme parallel steht (Fig. 23 *B*). Es ist dabei nicht undeutlich, wie der Zellkern sich vor der Theilung des Protoplasmakörpers auflöst, um sich dann in jeder der beiden Hälften wieder neu aus dem Protoplasma aufzubauen. Die so entstandenen ungefähr gleichseitig dreieckigen Zellen sind nun dieselben, welche im ausgebildeten Blattstiele die Längskanten der polygonalen Hohlräume bilden und die bekannten verzweigten Haare entwickeln. Es nehmen nun also sechs Zellen an der Bildung der erwähnten Intercellulargänge Theil, deren Durchmesser jetzt beträchtlich zugenommen hat. Die Zelltheilung geht nun derart weiter, dass an den drei Seiten der dreieckigen Zellen durch Längsscheidewände, welche den Seitenwänden parallel sind, je eine sehr schmale rectanguläre Tochterzelle erzeugt wird, so dass die noch immer dreieckigen Mutterzellen nicht mehr durch eine einfache Scheide-

1) Ann. d. sc. nat. 3. sér. IV. Pl. 12. Fig. 14.

wand, sondern durch zwei tafelförmige Zellen von einander geschieden sind, deren schmale Wände sich alsbald ein wenig verbreitern, wodurch der Intercellulargang eine abermalige Erweiterung erfährt. Kurz darauf wiederholen die Mutterzellen diesen Vorgang noch einmal, so dass sie dann durch vier tafelförmige Zellen von einander getrennt sind. Eine weitere Zellbildung in diesem Sinne erfolgt nun nicht mehr; in den enger bleibenden Kanälen der äusseren Theile des Blattstieles tritt nur eine einmalige Zelltheilung, oder eine solche auch nur einseitig an der einen Mutterzelle ein. Hiermit ist die Zahl der die Intercellularkanäle umgebenden Zellen, wenigstens im Innern des Blattstieles, auf dreissig gestiegen. Bei dem starken Wachsthume, welches nun in der Folge sämmtliche Zellen erleiden, werden die dreieckigen Mutterzellen hexagonal und die tafelförmigen Scheidewandzellen quadratisch, indem diejenigen Wandtheile, mit denen diese Zellen an die Luftkanäle grenzen, das intensivste Wachsthum erleiden. Auf diese Weise erhalten dann die Luftkanäle die ausserordentliche Weite, welche sie im ausgebildeten Blattstiele besitzen. Es ist selbstverständlich, dass während der ganzen Entwickelung neben den geschilderten Zelltheilungsprocessen auch Theilungen aller Zellen durch horizontale Querwände erfolgen, wodurch keine Aenderung in den Zellgruppirungen auf dem Querschnitte, sondern nur eine Verlängerung des ganzen Organes bewirkt wird.

Die Herstellung der ebenfalls aus einer einfachen Zellschicht gebildeten horizontalen Querwände der Luftgänge geschieht dadurch, dass diejenigen Zellen des jugendlichen Parenchyms, durch deren Auseinanderweichen ein Luftgang gebildet wird, an der Stelle, wo eine Querwand entstehen soll, nicht blos an ihren aneinander liegenden Seiten, sondern auch an den im gemeinschaftlichen Berührungspunkte stehenden Kanten durch Längswände Tochterzellen erzeugen. Die an letzterer Stelle entstandenen werden dann in dem Maasse vergrössert und vermehrt, dass sie in allen Wachsthumsstadien des Pflanzentheiles zusammen als gerade ausgespannte Querwand erscheinen. Bekanntlich sind die tafelförmigen Zellen der letzteren so mit einander verbunden, dass kleine Intercellulargänge übrig bleiben, durch welche die aufeinanderfolgenden Hohlräume in Communication stehen. Bei *Nuphar* fehlen

diese Querwände; sie werden hier ersetzt durch später an einzelnen Stellen auftretende Zellwucherungen, die von einer Zelle einer Längswand ausgehen. Die letztere erweitert sich zunächst in einen blasenförmig in die Lufthöhle hineinragenden Fortsatz, in welchen ein Theil des Protoplasmas einwandert. In dem ausgetriebenen Theile bildet sich dann eine Scheidewand; die neue Zelle treibt dann wieder einen oder mehrere Auswüchse, in denen wiederum Zelltheilung eintritt. So entstehen rundzellige unregelmässige Parenchymwucherungen, die oft so vergrössert werden, dass sie den Luftkanal an der Stelle, wo sie entstanden sind, völlig ausfüllen; sie stecken aber auch dann nur lose in demselben, da sie nur durch die ursprüngliche Zelle mit dem übrigen Gewebe in Verbindung stehen; trifft sie der Schnitt des Messers, so werden sie gewöhnlich mit fortgerissen (Vergl. auch Trécul l. c.). Da die wahren Querwände ein sehr feinlöcheriges Sieb darstellen, so erhellt, dass sie von Einfluss auf den Grad der Beweglichkeit der Gase in der Pflanze sein müssen. Wenn man ein abgeschnittenes Blatt von *Nuphar luteum* mit durchschnittener Blattfläche in Wasser taucht, so genügt schon das allerschwächste Blasen in das Blattstielende, um reichliche Luftblasen aus der Schnittfläche der Blattspreite hervorzutreiben, während bei einem Blatte, dessen Luftkanäle durch echte Querwände septirt sind, ein sehr starker Druck der Backenmuskeln nöthig ist, um an der entgegengesetzten Schnittfläche etwas Luft herauszublasen. Diese Querwände wirken daher durch ihre engen Oeffnungen auf die von ihnen abgeschlossene Luft in ähnlicher Weise stagnirend, wie bekanntlich die Epidermis vermöge ihrer Spaltöffnungen.

Eine bis jetzt einzig dastehende Form von luftführenden Intercellularräumen bildet das Parenchym der erst neuerdings genauer bekannt gewordenen Schwimmwurzeln der wasserbewohnenden *Jussiaea*arten. Es liegt nur eine einzige Untersuchung dieser Organe vor von Ch. Martins [1]). Die wenigen auf unseren Gegenstand bezüglichen Mittheilungen sind in folgenden Angaben enthalten [2]). In der

1) Mémoire sur les racines aërifères etc. Montpellier 1866.

2) l. c. p. 13—15.

normal gebauten Wurzel von *I. repens* und *grandiflora* liegen die Rindezellen auf dem Längsschnitte in regelmässigen Reihen. Aus diesem Gewebe bilde sich das lufthaltige dadurch, dass aus den prismatischen Zellen seitliche Verlängerungen hervorgehen, welche sich in querer Richtung allmählich verlängern und so das Gewebe in ein Netz von luftführenden viereckigen Maschen umwandeln [1]. Querschnitte sind nicht untersucht worden.

Die luftführenden Wurzeln der *Iussiaeen* nehmen ihre Structureigenthümlichkeiten gleich unter dem Vegetationspunkte an. Ein Querschnitt durch den jungen Wurzeltheil (Fig. 24 *A*) veranschaulicht die dabei stattfindenden Vorgänge. Die Zellen sind in der Mitte am kleinsten und nehmen gegen die Peripherie hin stetig an Grösse zu; sie liegen in regelmässigen concentrischen Kreisen und radialen Reihen. Alle Zellen eines und desselben Kreises sind daher gleich gross; die eines jeden äusseren sind aber etwas grösser als die des vorhergehenden. Während die Zellen der inneren Kreise ungefähr kreisrunden Querschnitt besitzen, nimmt derjenige der Zellen der nach aussen einander folgenden Kreise in radialer Richtung einen immer grösseren Durchmesser an, so dass schliesslich in den äussersten Kreisen jede Zelle in einen langen cylindrischen Fortsatz gegen die Peripherie der Wurzel hin ausgewachsen ist. Da während dieser Vorgänge eine Vermehrung der Zellen in tangentialer Richtung nicht erfolgt, so können selbstverständlich die radialen Schläuche eines und desselben Kreises sich nicht in gegenseitigem Verbande befinden, sondern sie stehen um so entfernter von einander, einem je weiter nach aussen liegenden Kreise sie angehören. Die einwärtsgekehrten den ursprünglichen Körper der Zelle ausmachenden Theile der Zellen eines und desselben Kreises suchen hierbei aber im Zusammenhange zu bleiben, indem sie auch in tangentialer Richtung kurze Schläuche treiben, die selbstverständlich wieder um so länger sein müssen, je weiter die Zellen nach aussen liegen. Auf dem radialen Längsschnitte (Fig. 24 *B*) sieht man nun, dass die ursprünglichen Zellen cylindrisch gestreckt sind und dass die radialen Zellarme sich nur

---

1) p. 14. Pl. IV. Fig. 4 et 5.

von einer einzigen Stelle der auswärts gekehrten Längswände jener erheben. Endlich überzeugt man sich leicht, dass die gegenseitige tangentiale Verbindung der cylindrischen die ursprünglichen Zellen eines Kreises darstellenden Stücke ebenfalls bis auf jene nur von den Enden ausgehenden tangentialen Querarme gelöst ist. Auf diese Weise erzeugt sich denn ein Gewebe, welches auf dem Querschnitte, auf dem radialen und auf dem tangentialen Längsschnitte ein viereckige Maschen einschliessendes Netz von cylindrischen Zellstücken darstellt, welche sämmtlich ringsum von Luft umgeben sind. Das ganze Intercellularsystem einer Wurzel bildet aber auf diese Weise einen einzigen zusammenhängenden Hohlraum. Martins bildet auf dem radialen Längsschnitt die horizontalen radialen Zellarme fälschlich auch am centripetalen Ende mit Querscheidewänden ab, unter welchen Umständen ein Schluss auf ihre Entstehung nicht gemacht werden könnte. Die Bildung der Lufträume beginnt also im äussersten Kreise und schreitet von da nach innen fort. Die Epidermis erfährt daher die erste Veränderung, sie wird merkwürdiger Weise dabei zum grossen Theile zerstört. Schon frühzeitig sieht man ihre Zellen vielfach unregelmässig, oft in kurze Schläuche auswachsen (Fig. 24 *A. ep*). Die weitere Vergrösserung der Wurzelperipherie trennt die Epidermiszellen vielfach von einander; an älteren Wurzeltheilen sind oft ganze Strecken des darunter liegenden Gewebes entblösst. Somit steht das Intercellularsystem der Wurzel auch mit dem umgebenden Medium in directer Communication.

Wo die Intercellularräume mit Luft erfüllt sind, haben die den Hohlraum auskleidenden Zellen eine analoge Bedeutung wie die Epidermiszellen. Diese Analogie findet einen weiteren Ausdruck darin, dass die an den Intercellularraum grenzende Membran jener Zellen an der Aussenfläche eine mehr oder weniger deutliche Cuticula bildet. In den mit eigenthümlichen Säften erfüllten Hohlräumen lässt sich dagegen eine solche Bildung nicht beobachten. Selbstverständlich fehlt sie auch in denjenigen Luftlücken, deren Wände aus den mehr oder weniger zerstörten Resten des ursprünglich an der Stelle des Hohlrau-

mes vorhandenen Gewebes bestehen. Daher kommen hier nur diejenigen luftführenden Intercellularräume in Betracht, deren umgebende Zellen beim Auseinanderweichen regelmässige ebene Wände darstellen. Auf Querschnitten durch das Parenchym des Blattstieles von *Nuphar luteum* nehmen die an die Lufthöhlen grenzenden Zellmembranen, die sich durch etwas grössere Dicke von den übrigen unterscheiden, bei Behandlung mit Iod und Schwefelsäure unter Quellung eine intensiv blaue Färbung an, während ein äusserstes an den Hohlraum grenzendes Häutchen — die Cuticula — sich gelb färbt und nicht quillt. In concentrirter Schwefelsäure löst sich alles auf bis auf jenes Häutchen, welches sich hierbei ausserordentlich dünn, stellenweise nur von körniger Beschaffenheit erweist. Behandelt man in gleicher Weise Querschnitte durch Blattstiele in demjenigen Entwickelungszustande, welchen Fig. 23 *A* darstellt, so färben sich die Zellhäute, und insbesondere die stärker verdickten Theile an den Kanten der vier später zum Intercellulargang auseinanderweichenden rhombischen Zellen unter Quellung durchweg blau, dafern die Membranen noch in festem Verbande stehen. In jedem jener Zellhautzwickel aber, in dessen Mitte eben erst ein ganz kleines Loch als Anfang des ursprünglichen Intercellularganges sichtbar geworden ist, bleibt bei dieser Behandlung ein das Loch umgebendes äusserst dünnes Häutchen mit gelber Farbe ungequollen. Ich stehe daher nicht an, hierin für die erste Entstehung dieser Cuticularbildung dieselben Vorgänge zu erkennen, die man gegenwärtig der Entstehung der Cuticula überhaupt zu Grunde legt: die Zellstoffmolecüle, welche die äusserste Schicht der ursprünglich homogenen Zellhaut bilden, erleiden eine chemische Metamorphose in Cuticularsubstanz. Aber wohlgemerkt nur für die erste Entstehung der Cuticula an einem Orte, wo es bis dahin noch keine solche gegeben hat, nicht für alle diejenigen Bildungen, welche sich nur als eine Fortsetzung einer einmal begonnenen Cuticularbildung, als ein Flächenwachsthum einer bereits vorhandenen Cuticula erweisen. — Sobald nämlich der eben entstandene Intercellularraum sich zu erweitern beginnt, indem die umgebende Scheide von Zellmembranen und somit auch deren Cuticula ein mächtiges Flächenwachsthum erleiden, kann von keiner Vergrösserung der

letzteren durch Umwandlung von ursprünglichen Cellulosemolecülen in Cuticulamolecüle mehr die Rede sein. Wie Cellulosehäute sich in Richtung der Fläche vergrössern durch Einlagerung neuer Cellulosemolecüle zwischen die alten, so auch die Cuticula durch die gleiche Einlagerung neuer Cuticulamolecüle. Nur auf die erste Erzeugung der Cuticula am Embryokügelchen, an den Sporen- und Pollenzellen, und in den Binnenräumen der Gewebe kann die Metamorphosenhypothese Anwendung finden, für alle weiteren Cuticularbildungen behält die Infiltrationshypothese ihre buchstäblichste Geltung! So gut wie ohne Fehler wird man daher sagen können, dass die Cuticula einer fertigen Pflanze nicht einer Umwandlung von Zellstoff, sondern einer directen Neubildung ihre Existenz verdankt[1]).

VII. Ergebnisse.

Die vorstehenden Untersuchungen haben gezeigt, dass die von Treviranus, Kieser, Meyen begründete Lehre von der Entstehung der Intercellularräume für die weitaus grösste Mehrzahl dieser Organe ihre volle Geltung behalten muss, die von neueren Phytotomen jener Lehre entgegengestellte Anschauungsweise dagegen nur auf wenige Fälle Anwendung finden kann. Insbesondere aber würden sich folgende Thatsachen für die Lehre von den Intercellularräumen feststellen lassen.

Die Zwischenräume zwischen den Zellen des vegetabilischen Gewebes entstehen auf zwei verschiedene Arten: entweder durch Auseinanderweichen von Zellen, wobei der entstandene Raum im eigentlichsten Sinne intercellular ist, oder dadurch, dass eine oder mehrere Zellen aufgelöst werden, so dass der entstandene Raum mit den Höhlen der verschwundenen Zellen zusammenfällt, wenn wir den Durchmesser

1) Hiernach wird Sachs seine unüberlegten Aussprüche über diesen Gegenstand (Experimentalphysiologie p. 369—371) zu corrigiren haben.

der Zellwände gegen den der Zellhöhle im Allgemeinen unberücksichtigt lassen.

Bei den erst in ausgewachsenen Organen zu Stande kommenden — hysterogenen — Intercellularräumen geschieht sowohl die Entstehung als die Vergrösserung ausnahmslos durch Resorption von Zellen, dagegen wird bei den im Jugendzustande der Organe zugleich mit den Geweben derselben sich bildenden — protogenen — Intercellularräumen die Entstehung entweder durch Trennung oder durch Resorption von Zellen, die Vergrösserung aber typisch durch keinen dieser beiden Vorgänge, vielmehr nur durch das mit der Gesammtvergrösserung des Organes Hand in Hand gehende Wachsthum des umgebenden Gewebes hervorgebracht.

Bei der Entstehung der intercellularen Behälter ist immer nur einer der beiden genannten Vorgänge thätig. In gewissem Grade eine Ausnahme hiervon machen die (p. 148) beschriebenen Luftlücken in den Blättern von *Typha*.

Die hysterogenen Hohlräume werden in Folge ihrer Entstehungsart weder eine bestimmt vorgeschriebene Gestalt, noch auch eine gleichmässig glatte, eigenthümlich organisirte Wand aufzuweisen haben, sondern von denjenigen unveränderten Gewebselementen umgeben sein, vor welchen zur Zeit der Untersuchung der Desorganisationsprocess des Gewebes eben angelangt war (Harzbehälter im Holze der Weisstanne nach Dippel, Harzbehälter im Baste von *Thuja occidentalis*, Gummibehälter im Stamme von *Prunus avium* und *Elaeagnus canadensis*).

Für die protogenen Intercellularräume ist dagegen durch die Anordnung der später auseinanderweichenden oder resorbirt werdenden Zellen und durch das Maass des nachfolgenden Wachsthums der umgebenden Gewebe die Gestalt und Ausdehnung dieser Gebilde fest bestimmt. Das Wachsthum der Gewebe kann aber dabei zweierlei Erfolg haben. Entweder sind die den Hohlraum zunächst umgebenden Gewebstheile in gleichem Sinne und Grade, wie das übrige Zellgewebe an der Vergrösserung des Intercellularraumes betheiligt. In diesem Falle wird die innerste Zellschicht eine ununterbrochen zusammenhängende glatte Wand herstellen. So ist es bei allen protogenen Safthältern

und bei den von den alten Anatomen »zusammengesetztes Zellgewebe« genannten Lufträumen. Oder eine den Zwischenraum unmittelbar umgebende Gewebszone folgt in ihrem Wachsthume dem im Sinne der Vergrösserung des Hohlraumes wirkenden des übrigen Gewebes nur in sehr geringem Grade oder gar nicht nach. Dann werden unregelmässige Zerklüftungen in jener Gewebszone bewirkt und der Intercellularraum ist von keiner glatten Wand, sondern von den mehr oder weniger collabirten Fetzen jener ausgekleidet. Dieser Fall findet bei den übrigen Lufträumen statt. Die durch Zerreissung des Ring- und Spiralgefässgewebes entstehenden Gefässbündelkanäle gehören offenbar auch hierher.

In den meisten Fällen stehen die Wandzellen der protogenen Intercellularräume in einer gesetzmässigen genetischen Beziehung zu einander, und in erster Linie sind hier die Saftbehälter zu nennen. Ausgenommen hiervon sind die protogenen Resorptionshohlräume, bei deren Entstehung die umgebenden Zellen keine derartigen Beziehungen erkennen lassen. Nach den vorliegenden Beobachtungen kann wohl allgemein angenommen werden, dass diejenigen durch Trennung von Zellen erzeugten Saftbehälter, welche eine nach allen Raumdimensionen gleiche Ausdehnung besitzen, aus einer einzigen Mutterzelle, und die nach einer Raumdimension vorwiegend ausgedehnten aus einer Reihe solcher hervorgehen, derart, dass sämmtliche Wandzellen jener und alle auf gleicher Höhe stehenden dieser von einer gemeinsamen Mutterzelle abstammen. Bei den kugligen Saftbehältern erleidet die einzige Mutterzelle eine Theilung durch drei rechtwinklig im Centrum zusammentreffende Scheidewände; in den Mutterzellen der kanalförmigen Behälter entstehen zwei rechtwinklig sich kreuzende, der Richtung der Zellenreihe parallele Scheidewände. — Was die das Auseinanderweichen dieser Zellen vermittelnde Mechanik anlangt, so gilt in den meisten Fällen die Regel, dass die kreisförmig um die Mittellinie des Behälters angeordneten späteren Wandzellen ein geringes Wachsthum in peripherischer Richtung erleiden, welches ihren Kreis etwas vergrössert und eben dadurch ihre Trennung im Mittelpunkte bewirkt. Bei den Balsamgängen der Umbelliferenfrüchte wird dagegen, wie oben gezeigt wurde,

der Behälter, Anfangs einer leeren zusammengelegten Blase vergleichbar, erst durch das sich einfindende Oel aufgetrieben. Im ersten Falle ist also das Zellgewebe, im letzten der Inhalt des Kanales bei der Bildung des Hohlraumes activ. — Die Wandzellen erfahren in der Regel noch eine in den verschiedenen Behältern verschieden oft sich wiederholende Theilung durch radiale Scheidewände und zugleich ein Wachsthum auf die Grösse der Mutterzelle, und der Kanal dadurch eine entsprechende Erweiterung.

Auch bei den mit glatten Wänden versehenen Luftbehältern stehen die Wandzellen bis zu einem gewissen Grade in einer gegenseitigen genetischen Beziehung. Die Längsreihen dreiseitig prismatischer Zellen, in welchen die aus einer einfachen Zellschicht bestehenden Längswände der Lufträume zusammentreffen, setzen das ursprünglich lückenlose Gewebe zusammen; aus ihnen gehen die Längswände der Hohlräume hervor durch wiederholte Theilung an den Seitenflächen, während an den Stellen, wo sich Querwände bilden, ausserdem noch eine Theilung an den gegeneinander gekehrten Kanten jener Zellen stattfindet. Im Blattstiele von *Nuphar* erkannten wir sogar eine genetische Beziehung jener Mutterzellen zu einander: es zeigte sich, dass jede dieser prismatisch dreiseitigen Zellen mit derjenigen, von welcher sie durch eine der Blattfläche parallele Seitenwand getrennt ist, aus einer vierseitig prismatischen Mutterzelle niederen Grades durch Theilung hervorgeht, so dass also auf eine Generation vierseitiger Zellen eine Generation einer doppelten Anzahl dreiseitiger Zellen folgt.

Der Selbständigkeit, welche die protogenen Saftbehälter in genetischer Hinsicht dem übrigen Gewebe gegenüber besitzen, entspricht auch die Eigenthümlichkeit der Organisation ihrer Wandzellen. Auch hier sind die durch Resorption gebildeten Behälter auszunehmen, deren zunächst umgebende Zellen sich in ihrer Ausbildung ganz dem übrigen Gewebe anschliessen (peripherische Gummigänge von *Angiopteris*, Gummibehälter von *Tilia*). Bei den übrigen protogenen Saftbehältern zeigen dagegen die Mutterzelle und die aus dieser hervorgehenden Wandzellen in allen Fällen ein dichtes Protoplasma bisweilen mit deutlichem Zellkern und entbehren aller weiterer Inhaltsbestandtheile, na-

mentlich jeden Farbstoffes und jeder geformten Einschlüsse, insbesondere führen sie niemals solche Stoffe, welche im Intercellularraume enthalten sind. Auch wenn der Hohlraum sich mit dem Secrete erfüllt, haben diese Zellen noch die nämliche Beschaffenheit, aber gegen das Ende der Ausbildung nimmt das Protoplasma ab oder verschwindet, indem es durch wässerige Flüssigkeit ersetzt wird, oder die Zelle fällt auch in Folge der Erweiterung des Kanales zusammen und stirbt ab.

In Folge der zweifachen Entstehungsart der Intercellularbehälter ist auch dem flüssigen Inhalte derselben eine doppelte anatomische Bedeutung zuzuschreiben. Bei den durch Auflösung von Zellen entstandenen Saftbehältern ist der Inhalt wesentlich der mehr oder weniger umgewandelte Ueberrest jener, und zwar entweder, wenn dieselben dünnwandig sind, geradezu der unveränderte Inhalt derselben. Hierbei muss es jedoch als sehr wahrscheinlich angesehen werden, dass auch die Substanz der Zellwände mit zur Bildung des Saftes verwendet wird. Oder der Behälterinhalt ist zum grössten Theile Umwandlungsproduct der Zellmembranen, wenn die letzteren den grössten Theil an den sich auflösenden Zellen ausmachen, wie im Holze. In beiden Fällen findet dabei jedoch wohl immer auch noch eine theilweise Neubildung statt, und wenn dieser Vorgang in hohem Grade auftritt, so giebt er zu freiwilligem Ausflusse des Secretes aus der Pflanze Veranlassung. Unzweifelhaft ist eine solche Neubildung in dem Falle, wo das Secret augenscheinlich das umgewandelte Zellhautstück an Masse weit übertrifft (Gefässe des Kirschbaumes [vergl. Pringsh. Jahrb. V. p. 184 ff.]), und ferner da, wo der Hohlraum im jugendlichen Alter des Pflanzentheiles entsteht und auch im ausgewachsenen Zustande völlig mit Saft erfüllt ist (*Angiopteris*, *Tilia*).

Dagegen entspricht der Inhalt der durch Auseinanderweichen von Zellen gebildeten Hohlräume hinsichtlich seiner anatomischen Bedeutung auf das Genaueste dem Begriffe, den man früher an den Namen der Intercellularsubstanz knüpfte. Und wenn dieselbe auch in dem Sinne, in welchem sie v. Mohl einführte, gegenwärtig aus der Wissenschaft gestrichen ist, so muss sie doch für den vorliegenden Fall genau in jenem Sinne wieder an ihren Platz eingesetzt

werden[1]. Ueber die näheren bei diesen Secretionen stattfindenden Vorgänge ist nur soviel gewiss, dass das erforderliche Material durch die Wandzellen bezogen werden muss. Wie viel bei der Bildung des Secretes aber auf Rechnung dieser Zellen zu setzen ist, ist gegenwärtig noch ungewiss. Bei den Behältern von Balsamen und ätherischen Oelen mag wohl ein unmittelbarer Niederschlag dieser Stoffe aus den äusseren Theilen der angrenzenden Zellmembranen stattfinden; bei denjenigen Säften aber, welche Lösungen und Suspensionen in Wasser darstellen, könnte auch ein assimilirter Stoff in wässeriger Lösung aus den umgebenden Zellen durch Diffusion in den Hohlraum gelangen und sich hier erst in den specifischen Saft umwandeln.

Die Füllung der Intercellularräume mit Luft hat man sich nicht als ein Einströmen der Luft durch die äusseren Oeffnungen des Pflanzengewebes, hervorgerufen durch die Entwickelung eines Vacuums zwischen den von einander weichenden Elementarorganen vorzustellen. Denn abgesehen von der geringen Wegsamkeit der Spaltöffnungen für Luft, entstehen ja gerade die grössten derartigen Räume in entweder zeitlebens oder doch zur Zeit der Entwickelung untergetauchten Pflanzen, wobei also die Möglichkeit einer derartigen Luftfüllung einfach ausgeschlossen ist. Wir sehen hier die Luft in einem rings von Zellen umgebenen Raume erscheinen, und sie kann nur durch Entbindung aus der in den Membranen und den Höhlen der umgebenden Zellen enthaltenen Flüssigkeit dorthin gelangt sein. Dies könnte nun auf zweierlei Weise geschehen. Entweder können wir uns vorstellen, dass durch das Auseinanderweichen der Zellen ein luftleerer Raum entsteht und in Folge dessen eine während der Vergrösserung des Hohlraumes andauernde Gasentbindung aus der in der Umgebung vorhandenen Flüssigkeit in den Hohlraum stattfinden muss, ähnlich wie eine unter dem Recipienten der Luftpumpe stehende Flüssigkeit die absorbirt enthaltene Luft ausstösst, sobald der Raum luftverdünnter gemacht wird. Oder aber diese Gasentbindung kann wirklich activ sein, sie kann als

1) In Hofmeister's mit meiner Habilitationsschrift gleichzeitig erschienenem Handbuche der Zellenlehre wird der Begriff der Intercellularsubstanz ebenfalls für die Säfte, welche intercellulare Räume ausfüllen, reservirt (vergl. daselbst p. 266).

eine wirkliche Secretion, als ein Act der Lebensthätigkeit der umgebenden Zellen betrachtet werden, und dann würde dieser Vorgang mit der Entstehung und Erweiterung der Binnenräume zwar Hand in Hand gehen, aber in keiner causalen Beziehung dazu stehen. Dass in der That das Letztere der Fall ist, beweisen die Schwimmwurzeln der *Iussiaeen*, deren Intercellularsystem ja in directer, höchst wegsamer Communication mit der äusseren Umgebung steht; denn ginge die Luftfüllung in der ersteren Weise vor sich, so würde in diesem Falle nach hydrostatischen Gesetzen in das durch Auseinanderweichen der Zellen entstandene Vacuum das umgebende Wasser eingedrungen sein müssen.

Was endlich die physiologische Bedeutung der Intercellularräume anlangt, so wird diejenige der Luftbehälter zunächst bei einer Reihe von Pflanzen in statischen Einflüssen begründet sein: die Lufträume werden bei untergetauchten Pflanzen die aufrechte Stellung, bei schwimmenden die Lage auf der Oberfläche des Wassers bedingen. In allen Fällen aber werden die Lufträume Vermittler eines kräftigen Gasaustausches sein müssen, und zwar nicht sowohl im fertigen Zustande, als ganz besonders auch durch ihre Entstehung selbst. Die Luft, welche in diesen Hohlräumen vorhanden ist, kann nach dem Vorhergehenden nicht aus der Atmosphäre unmittelbar, sondern nur aus den die Hohlräume einschliessenden Zellen in jene Organe gelangt sein. Die Bedeutung dieser Einrichtung für die Durchlüftung liegt also nicht bloss in der im fertigen Zustande vorhandenen »inneren Atmosphäre«, welche einen fortwährenden Gasaustausch mit dem umgebenden Gewebe bewirken kann, sondern auch vornehmlich darin, dass die Abscheidung jener Luft selbst einen lebhaften Gasaustausch der Pflanze involvirt, indem die aus dem umspülenden Wasser absorbirte, die Zellen durchstreichende und im Hohlraume wiedererscheinende Luft in den letzteren bei Tage kohlensäureärmer, bei Nacht sauerstoffärmer wird eintreten müssen.

Die Bedeutung der in den Intercellularräumen enthaltenen Säfte im Stoffhaushalte der Pflanze ergiebt sich aus folgenden Betrachtungen. Wenn auf der einen Seite die assimilirende Thätigkeit des Chlorophylls

unter den bekannten Bedingungen fortwährend neues organisches Material in die Pflanze einführen muss, wenn aber andererseits der Vegetationstrieb der Pflanze der Intensität dieser Assimilation nicht immer (ja wohl nie vollständig) proportional ist, wenn also z. B. zu gewissen Zeiten der Pflanze viel mehr plastisches Material zugeführt wird, als dieselbe, vermöge ihres zur Zeit herrschenden Vegetationstriebes zur Bildung neuer Organe verwenden kann, so muss es Localitäten in der Pflanze geben, an welchen, und Stoffformen, unter welchen der Ueberschuss des neugebildeten organischen Materials abgesetzt werden kann. Die Localitäten können offenbar keine anderen sein als die Räume in den Zellen und zwischen den Zellen. Die Stoffformen aber sind vorzüglich Stärkekörner, Inulin, Fette, Aleuron, Krystalle kleesauren Kalkes etc., und ferner alle die Stoffe, welche in Intercellularräumen vorkommen. Hier aber treffen wir durchgängig auf sehr kohlenstoffreiche, ja auf die kohlenstoffreichsten Körper der organischen Chemie, es wird also schon die Erzeugung einer sehr geringen Menge derselben eine sehr reichliche Kohlensäurezersetzung decken, und es erhellt, dass es der Pflanze bei solcher Einrichtung nie an Raum mangeln wird, um jenen Assimilationsüberschuss unterzubringen. So erscheinen alle die genannten Stoffe zunächst als Regulatoren im Stoffwechsel der Pflanze, und es verdient besonders darauf hingewiesen zu werden, dass auch dem Stärkemehl, dem Inulin etc. in erster Linie diese wichtige Bedeutung zukommt. Zu Reservestoffen werden jene Ablagerungen erst in dem Falle, wenn die Pflanze sich ihrer zur Neubildung von Organen doch noch zu einer anderen Zeit bedienen kann, wo die Assimilation neuen Materiales nicht oder nicht in hinreichendem Maasse möglich ist. Ob den Stoffen der Intercellularräume diese letztere Bedeutung durchgängig abgeht, ist noch zu beantworten. Sicher weiss ich, dass in den Nebenblättern und Knospenschuppen von *Tilia parvifolia*, in den Blättern von *Hypericum perforatum*, *Myrtus communis*, *Pinus sylvestris* und in den Blattkissen von *Thuja occidentalis* der einmal in den Behältern gebildete Saft nie wieder verschwindet oder abnimmt und noch darin enthalten ist, wenn die genannten Organe von der Pflanze

abgeworfen werden. Dagegen hat TREVIRANUS[1]) für die Milchsaftkanäle des Rhizomes von *Chaerophyllum* eine nach den Jahreszeiten sich richtende Aenderung der Menge ihres Gehaltes behauptet, und diese Angabe ist um so mehr zu beachten, als ähnliche Veränderungen des Milchsaftes in den Milchsaftgefässen vielfach bekannt sind; eigene Beobachtungen über diesen Gegenstand stehen mir aber zur Zeit nicht zu Gebote. — Die eben erörterte Bedeutung hat sicher für alle die Stoffe Geltung, welche in protogenen Saftbehältern vorkommen, denn diese sind ja ein in jedem neu sich bildenden Pflanzentheile normal auftretendes Organ und erweisen sich desshalb zweifelsohne auch als ein nothwendiges Glied im Stoffhaushalte der Pflanze. Eine andere Bewandtniss mag es aber mit den hysterogenen Saftbehältern haben, die ja, wie die Beobachtung lehrt, sich nicht nothwendig in jedem Gewebe erzeugen, sondern deren Auftreten mehr von zufälligen Ursachen abhängen muss, welche freilich ihrer Natur nach noch unbekannt sind. Soviel es scheinen will, haben wir es hier mit Lebenserscheinungen der Zelle zu thun, welche nicht mehr im Dienste des Lebens der ganzen Pflanze stehen, mit Ausschreitungen des Lebensprocesses, mit Krankheiten, die allerdings so verbreitet sind, dass fast kein Individuum der betreffenden Pflanzenart davon verschont bleibt.

1) Beiträge zur Pflanzenphysiologie p. 45.

Erklärung der Abbildungen.

(Taf. II—V.)

Fig. 1. Querschnitt durch eine Stelle des Markes in der Knospe von *Rhus typhina*, wo ein Milchsaftkanal durch Auseinandertreten der Wandzellen entsteht. In der Richtung nach *p* liegt das Gefässbündel, hinter welchem der Kanal verläuft. Vergr. 300.

Fig. 2. Querschnitt durch den peripherischen Theil einer Gefässbündelanlage in der Knospe von *Rhus typhina*, wo eben durch Auseinanderweichen der Zellen der Milchsaftkanal gebildet wird. Nach *p* zu liegt die Rinde. Vergr. 300.

Fig. 3. Stück eines Querschnittes durch einen jungen Blattstiel von *Alisma Plantago*; unter der Epidermis *ep* an der Stelle der späteren Milchsaftkanäle eine grössere Zelle mit stärker lichtbrechendem Protoplasma, welches sich in vier Portionen sondert. Vergr. 300.

Fig. 4. Dasselbe aus einem wenig älteren Blattstiele. Die Theilung der Mutterzelle hat höhere Grade erreicht. Die Tochterzellen beginnen in der Mitte auseinanderzuweichen, zu Wandzellen des Kanales werdend. Vergr. 300.

Fig. 5. Stück eines Querschnittes durch eine junge Knospenschuppe von *Tilia parvifolia*, mit einer Gruppe grosser, protoplasmaloser gummiführender Zellen. Vergr. 200.

Fig. 6. Dasselbe aus einer älteren Knospenschuppe. Eine Gruppe aus zwei Gummizellen wird zu einem gummiführenden Intercellularraume, indem sich die Zellwände aufzulösen beginnen. Vergr. 200.

Fig. 7. Durchschnitt durch den peripherischen Theil einer Wedelanlage von *Angiopteris evecta*, welcher sich später zu dem Gewebe dickwandiger langgestreckter Zellen entwickelt. Von den dünnwandigen protoplasmareichen Zellen hat eine (*g*) eine beträchtlichere Grösse erreicht; sie füllt sich später mit Gummi. Vergr. 300.

Fig. 8. Querschnitt durch eine entsprechende Stelle im ausgebildeten Wedelstiele. Die Gummizelle ist zu einem Gummikanale geworden durch Auflösung ihrer Membran; bei *a* noch Reste der letzteren. Vergr. 300.

Fig. 9. Querschnitt durch das innere parenchymatische Gewebe eines jungen Wedels derselben Pflanze, an der Stelle eines künftigen Gummikanales: die Mutterzelle des letzteren erscheint in vier Tochterzellen zerfallen, diese enthalten Protoplasma mit spärlichen Stärkekörnchen, die umgebenden Parenchymzellen Protoplasma und reichlicher Stärkemehl. Vergr. 300.

Fig. 10. Dasselbe aus einem sich eben aufrollenden Wedelstiele: die Tochterzellen haben durch weitergehende Theilung ihre Zahl vermehrt und sind von einander gewichen, die Wandzellen des entstandenen Kanales darstellend; sie enthalten noch einige Protoplasmareste, die umgebenden Parenchymzellen nur noch wässerige Flüssigkeit. Vergr. 300.

Fig. 11. Querschnitt durch die Cambiumschicht und die jüngsten Holzlagen des Stammes von *Pinus sylvestris*; *i* die Mutterzelle des Harzganges in 4 Tochterzellen getheilt, welche am gemeinsamen Berührungspunkte auseinanderweichen; *cc* Cambiumschicht; *l* Holzzellen; *p* zartwandige Prosenchymzellen in der Umgebung der Wandzellen des Ganges. Vergr. 300.

Fig. 12. Theile von Querschnitten durch jugendliche Niederblattschuppen der Laubknospe von *Pinus sylvestris*; in *A* liegen die aus einer Mutterzelle hervorgegangenen durch etwas stärker lichtbrechendes Protoplasma kenntlichen vier Tochterzellen noch im gegenseitigen Verbande, in *B* sind sie zur Bildung des Harzganges auseinandergewichen. Vergr. 300.

Fig. 13. Stück eines Längsschnittes durch die Laubknospe von *Thuja occidentalis*. An der Stelle des späteren Oelbehälters im Blattkissen ist zwischen den Zellen ein längliches Oeltröpfchen sichtbar, dessen grösserer Durchmesser der Achse des Stengels parallel liegt. Vergr. 200.

Fig. 14. *A*. Farblose protoplasmahaltige Mutterzelle des Oelbehälters im grünen Blattparenchym von *Myrtus communis*, in der Theilung in Tochterzellen begriffen. *B*. Späterer Zustand, zwischen den auseinandergewichenen Zellen hat sich bereits ätherisches Oel eingefunden. Vergr. 300.

Fig. 15. *A*, *B*. Dieselben Entwickelungszustände des Oelbehälters im unverletzten unter Glycerin beobachteten jungen Blatte von *Hypericum perforatum*. Vergr. 200.

Fig. 16. Querschnitt durch die Rinde eines jungen Internodiums von *Ptelea trifoliata*; *i* vier aus einer Mutterzelle hervorgegangene Wandzellen des zukünftigen kugelrunden Oelbehälters, in ihrer Mitte sich von einander trennend. Vergr. 200.

Fig. 17. Stück eines Querschnittes durch die Wand des unterständigen Fruchtknotens einer Blüthe von *Carum Carvi*. In der Mitte des Präparates liegen in zwei Reihen geordnet die durch stärker lichtbrechendes Protoplasma kenntlichen Wandzellen des künftigen Oelbehälters, welche in der Mitte von einanderzuweichen beginnen; *l* Epithel des Ovariumfaches. Vergr. 300.

Fig. 18. Jugendlicher Zustand eines Saftbehälters aus dem Basttheile der Gefässbündel in der reifenden Frucht von *Hedera Helix*. Der Intercellularraum enthält ein Oeltröpfchen, er ist von vier ein dichteres mit Zellkern versehenes Protoplasma führenden Wandzellen umgeben. Vergr. 200.

Fig. 19. Querschnitt durch das älteste Ringgefäss des jungen Stengels von *Hydrocharis Morsus ranae*. Die umgebenden zartwandigen Zellen des Gefässbündels erleiden lebhafte Theilungen durch radial zum Gefässe verlaufende Längswände, um demnächst ihren Verband mit dem Ringe zu lösen. Vergr. 300.

Fig. 20. Querschnitt durch eine Gruppe von Ringgefässen im Gefässbündel des jungen Internodiums von *Potamogeton natans*. Die umgebenden zartwandigen Zellen vermehren sich durch Theilung mittelst radialer Längswände, in Folge dessen ihr Kreis beträchtlich erweitert und eine Trennung der Ringe der nebeneinanderstehenden Gefässe bewirkt wird. Vergr. 300.

Fig. 21. *A*. Dieselbe Entstehung des Gefässbündelkanales (*i*) im Blattstiele von *Alisma Plantago* aus der Gruppe der ältesten Ringgefässe. — *B*. Querschnitt durch einen Theil des fertigen Gefässbündelkanales ebendaher; an der Wand desselben hängen hin und wieder die unveränderten Ringe der ursprünglichen Gefässe. Vergr. 300.

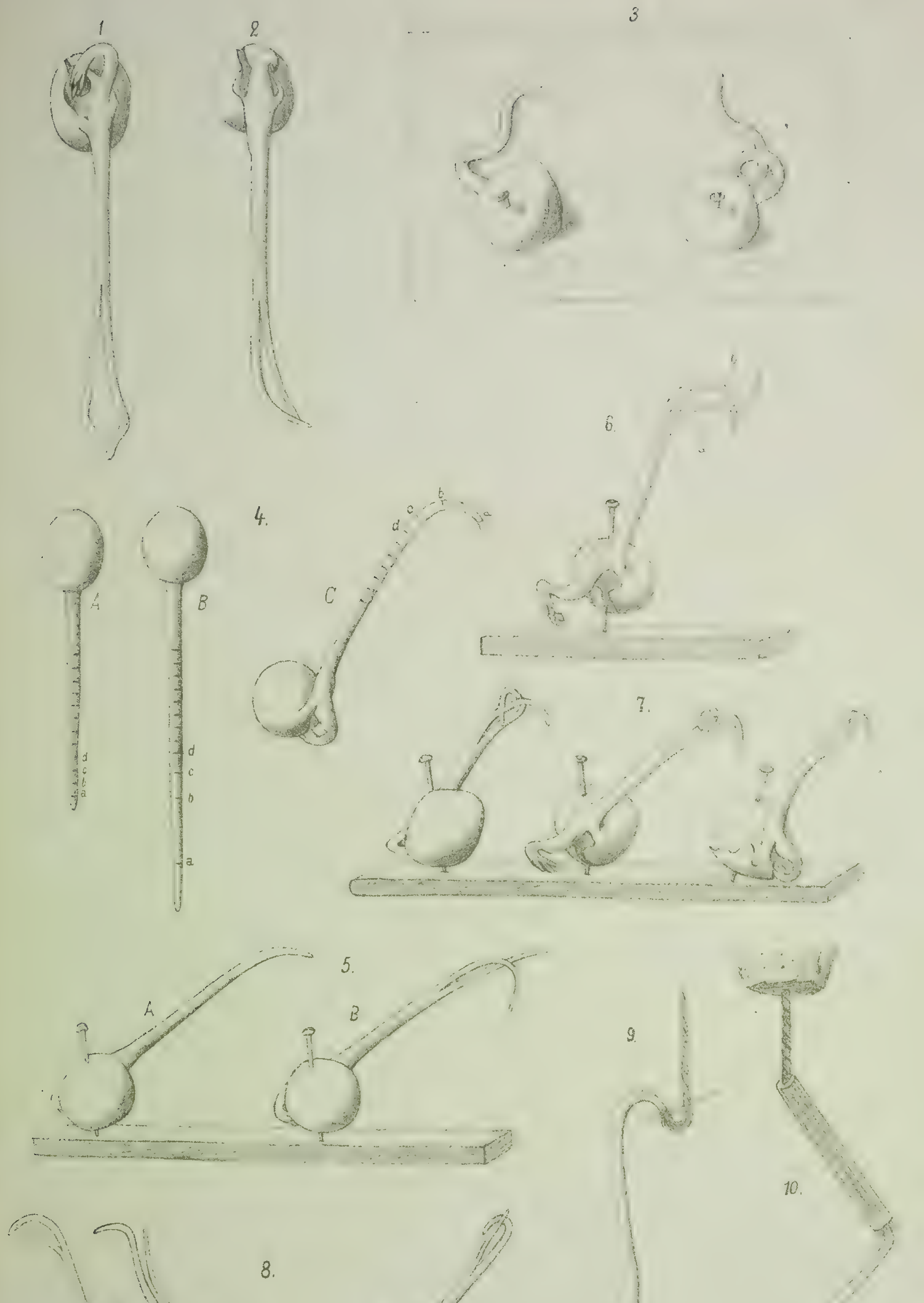
Fig. 22. Querschnitt durch ein Stück der Rinde aus der Stengelknospe von *Equisetum hiemale*, den Anfang der Bildung der Luftkanäle durch unregelmässige Trennung der Rindezellen darstellend; *c* rindewärts, *m* markwärts liegende Seite. Vergr. 95.

Fig. 23. *A*, *B*. Querschnitte durch das Parenchym ganz junger Blattstiele von *Nuphar advena*, um eine Zellgeneration verschiedene Entwickelungszustände darstellend; *i* Anfänge der Intercellularkanäle; *f* Gefässbündelanlage. Die Pfeile bedeuten die Richtung der von der Blattanlage nach dem Stammcentrum verlaufenden Linien. Vergr. 200.

Fig. 24. *A*. Schematische Darstellung der Entstehung der Lufträume in den Schwimmwurzeln von *Iussiaea* auf dem Querschnitte; *f* Anlage des centralen Gefässbündels; *ep* Epidermis. — *B* Längsschnitt durch die Rinde dieser Wurzeln, schematisch; *p* auswärts, *c* einwärts gekehrte Seite.

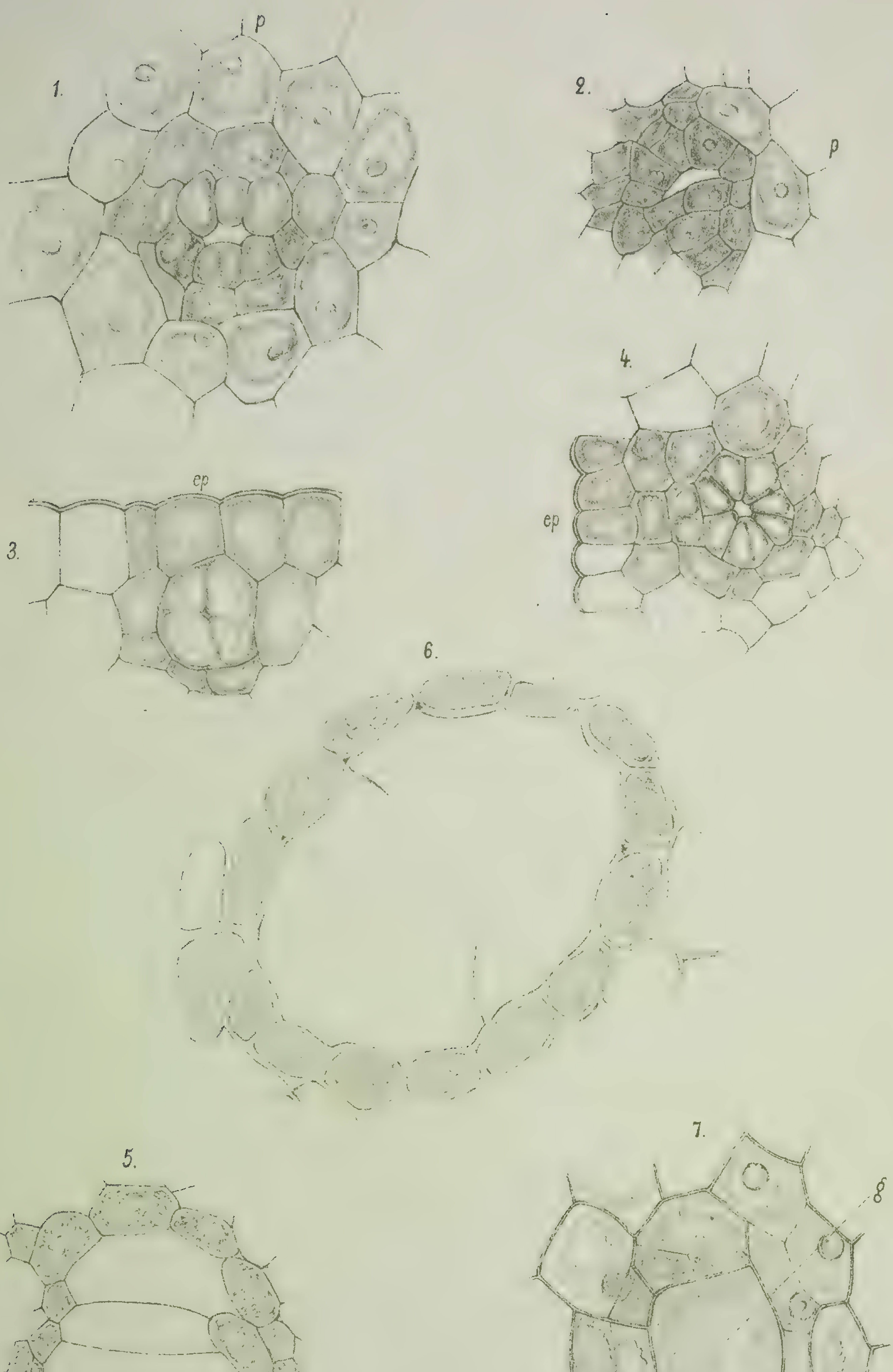
Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.

Taf. I.



Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig

Taf. II.

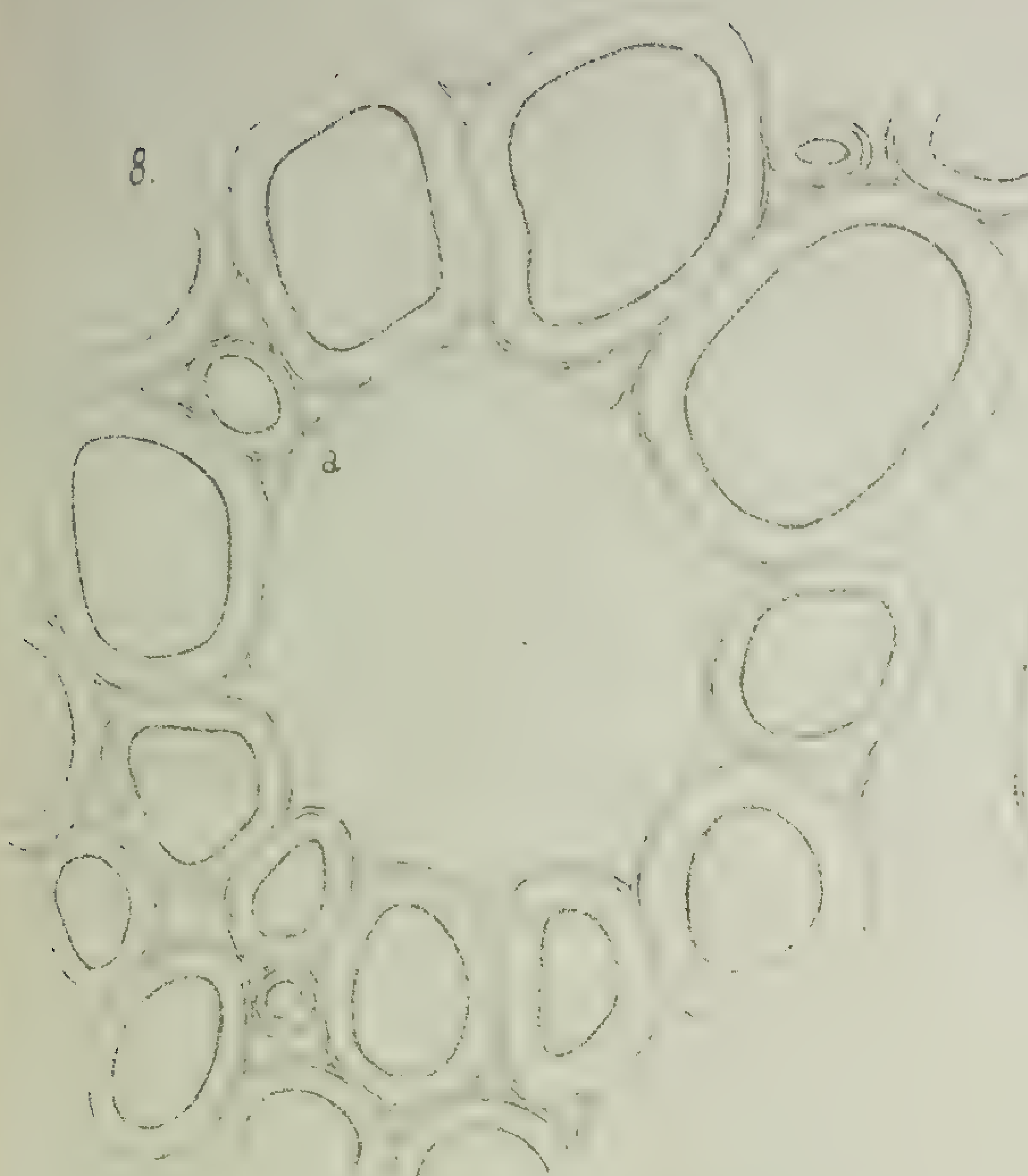


Autor del.

Lith Anst. v. J. G. Bach, Leipzig.



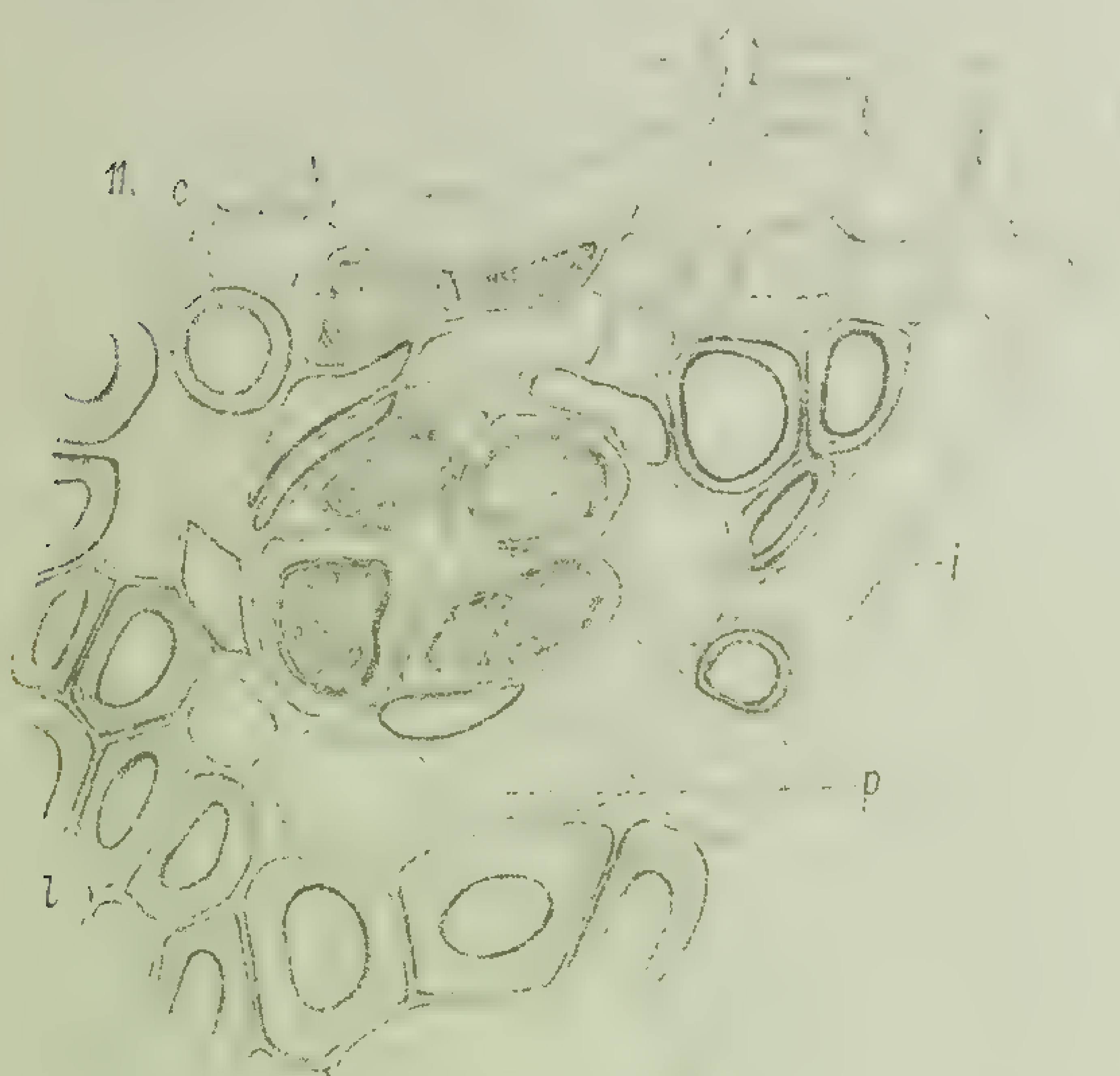
8.



9.



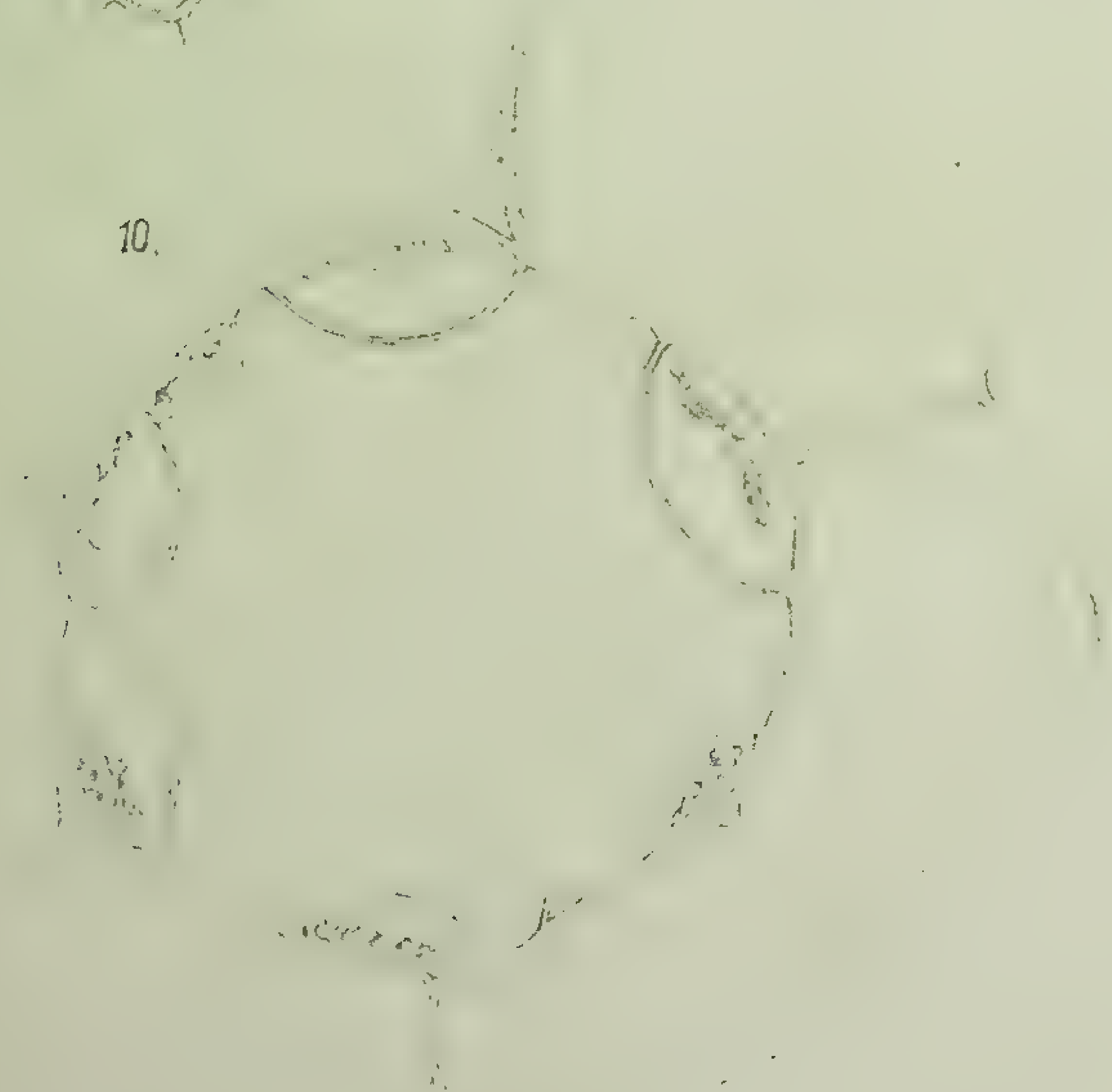
11.





12.

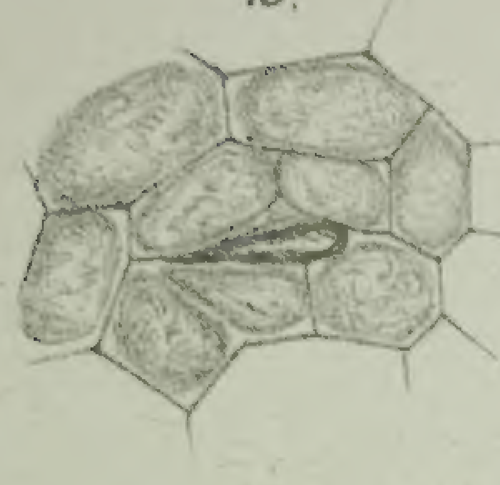
10.



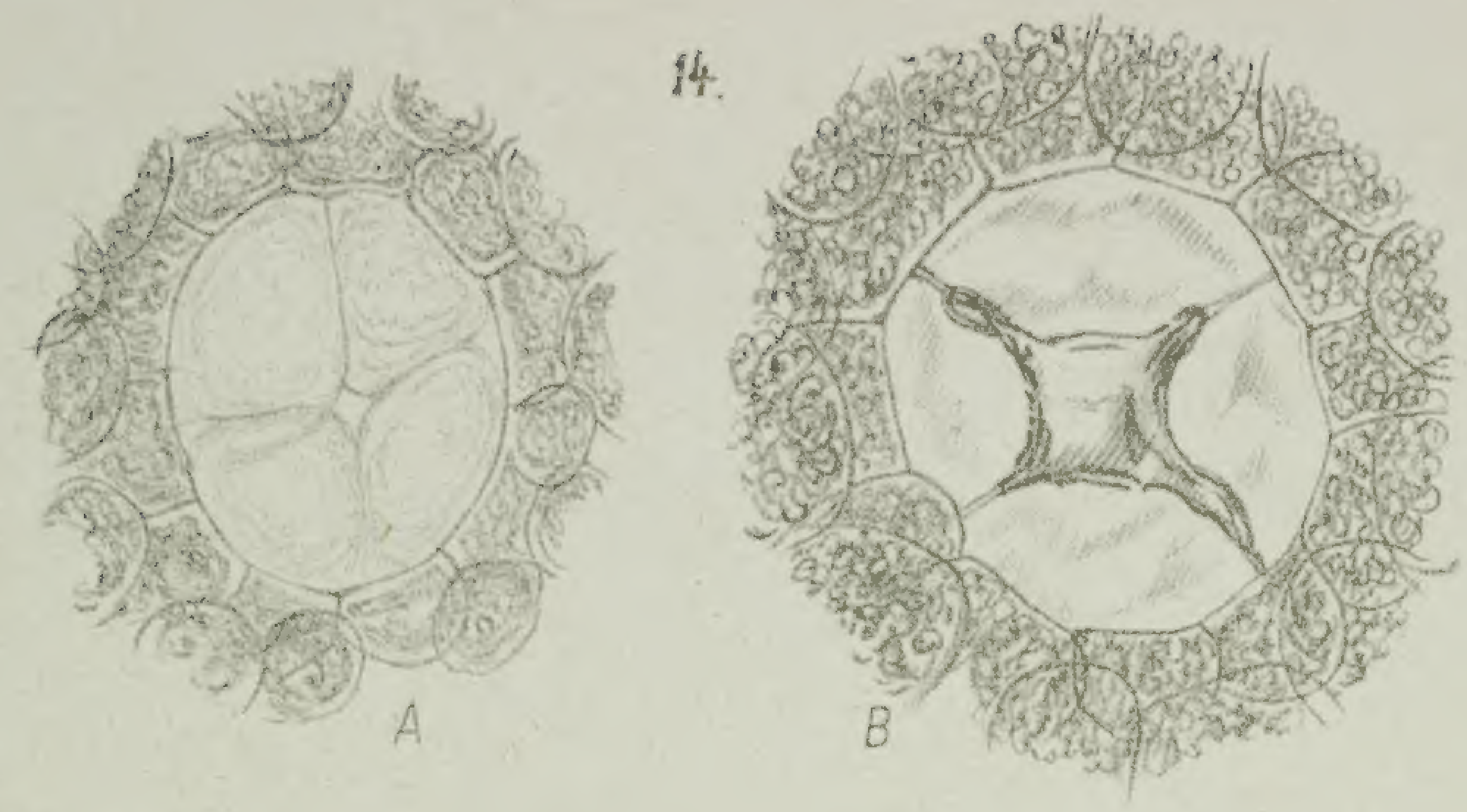
Lith. Anst. v J G. Bach, Leipzig

Taf. IV.

13.

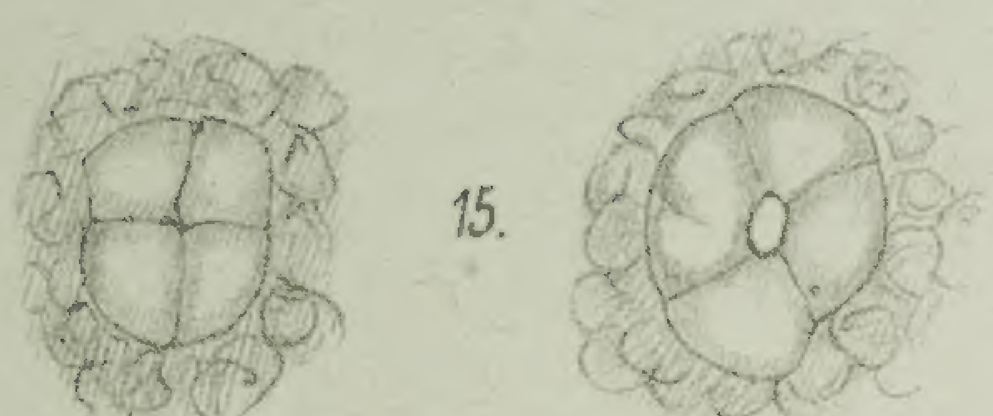


14.



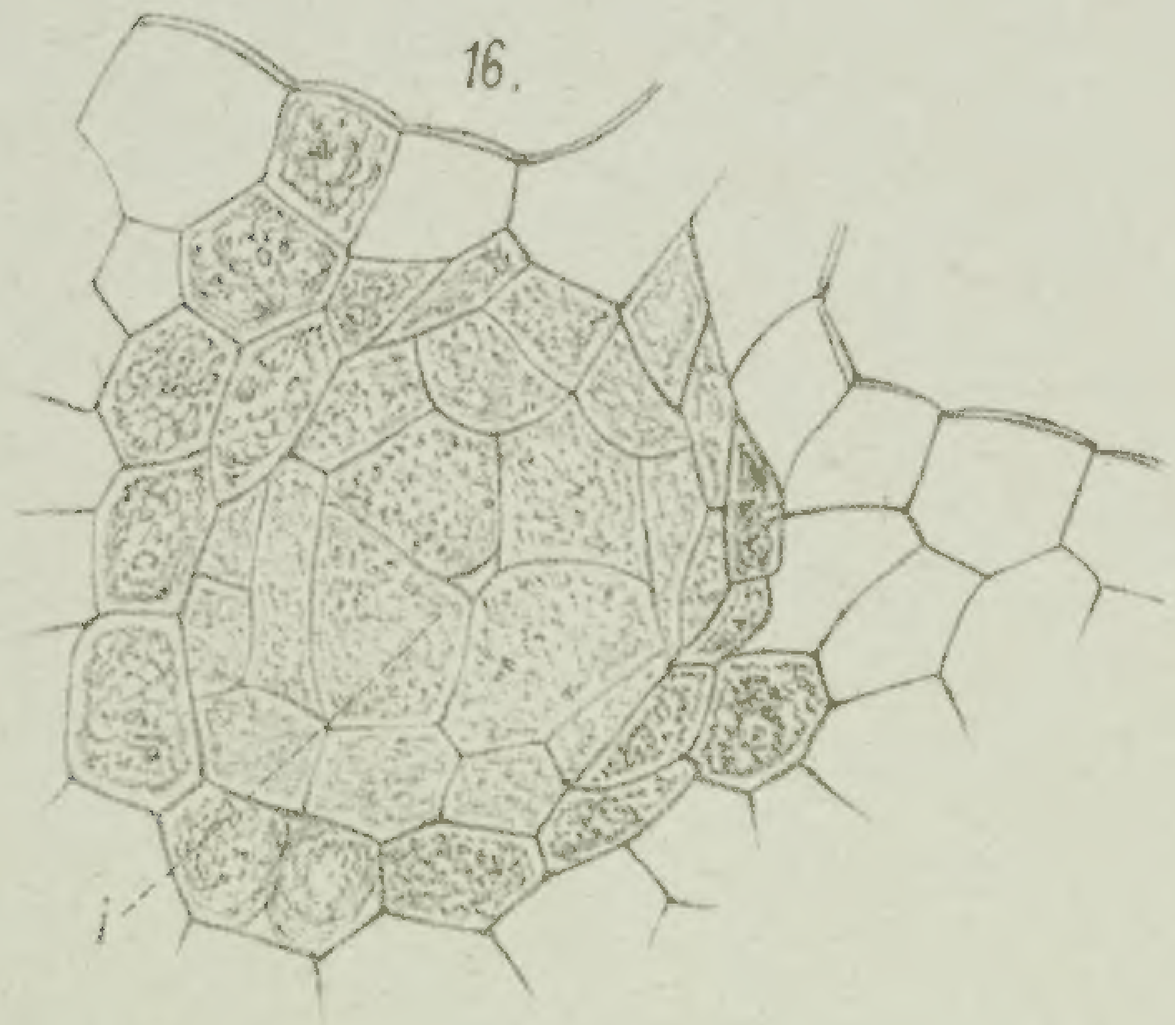
A B

15.

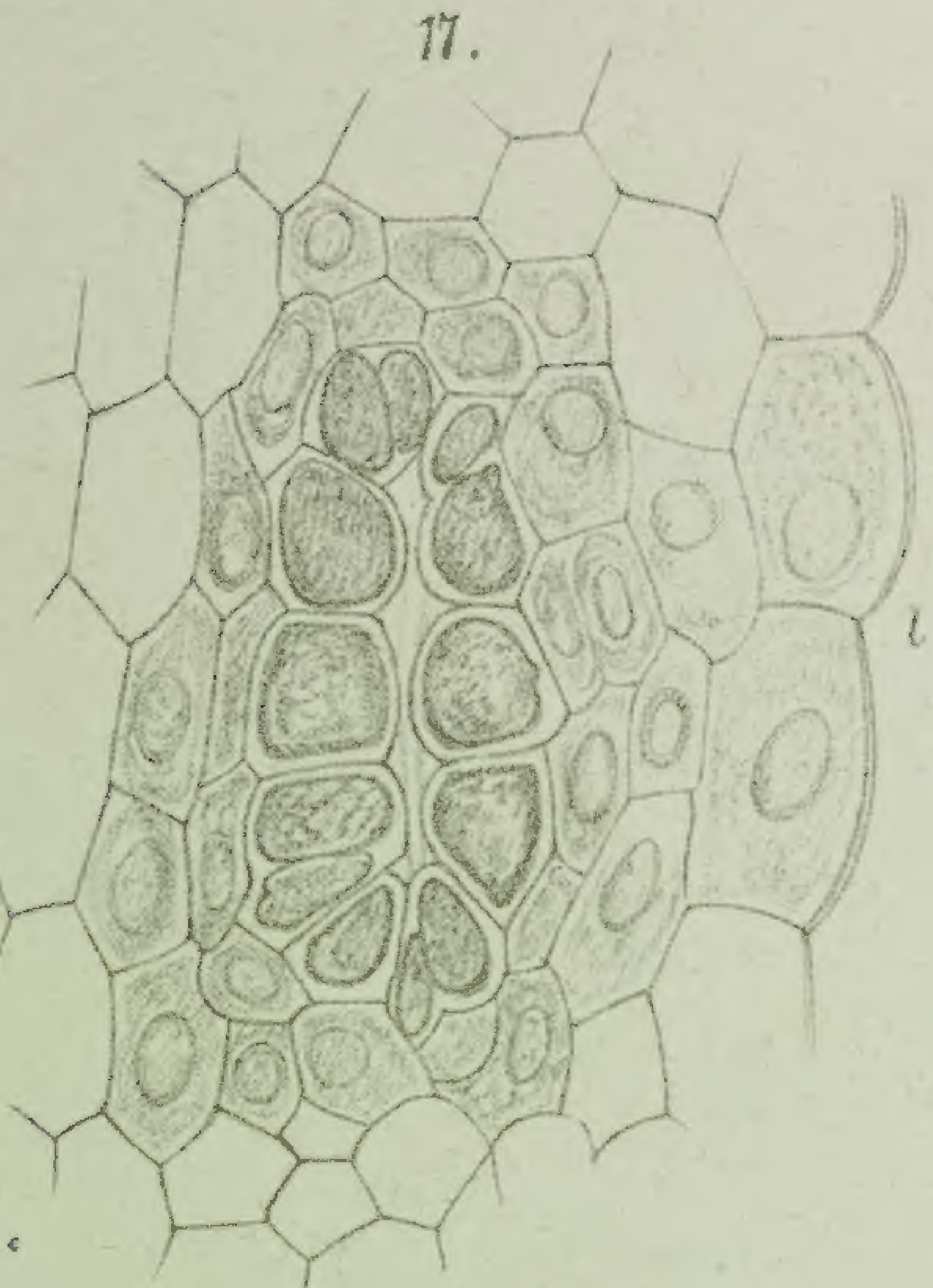


A B

16.



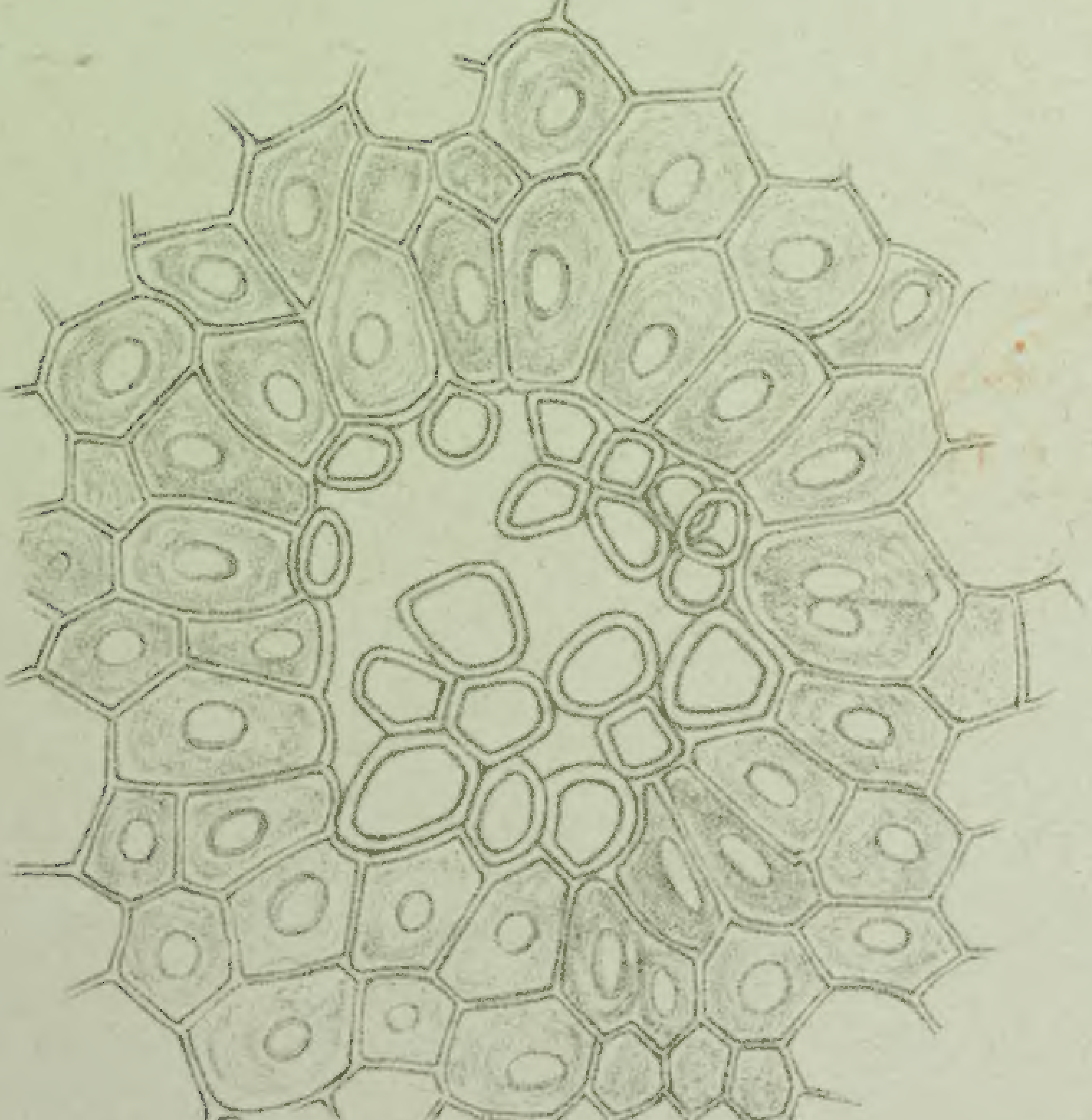
17.



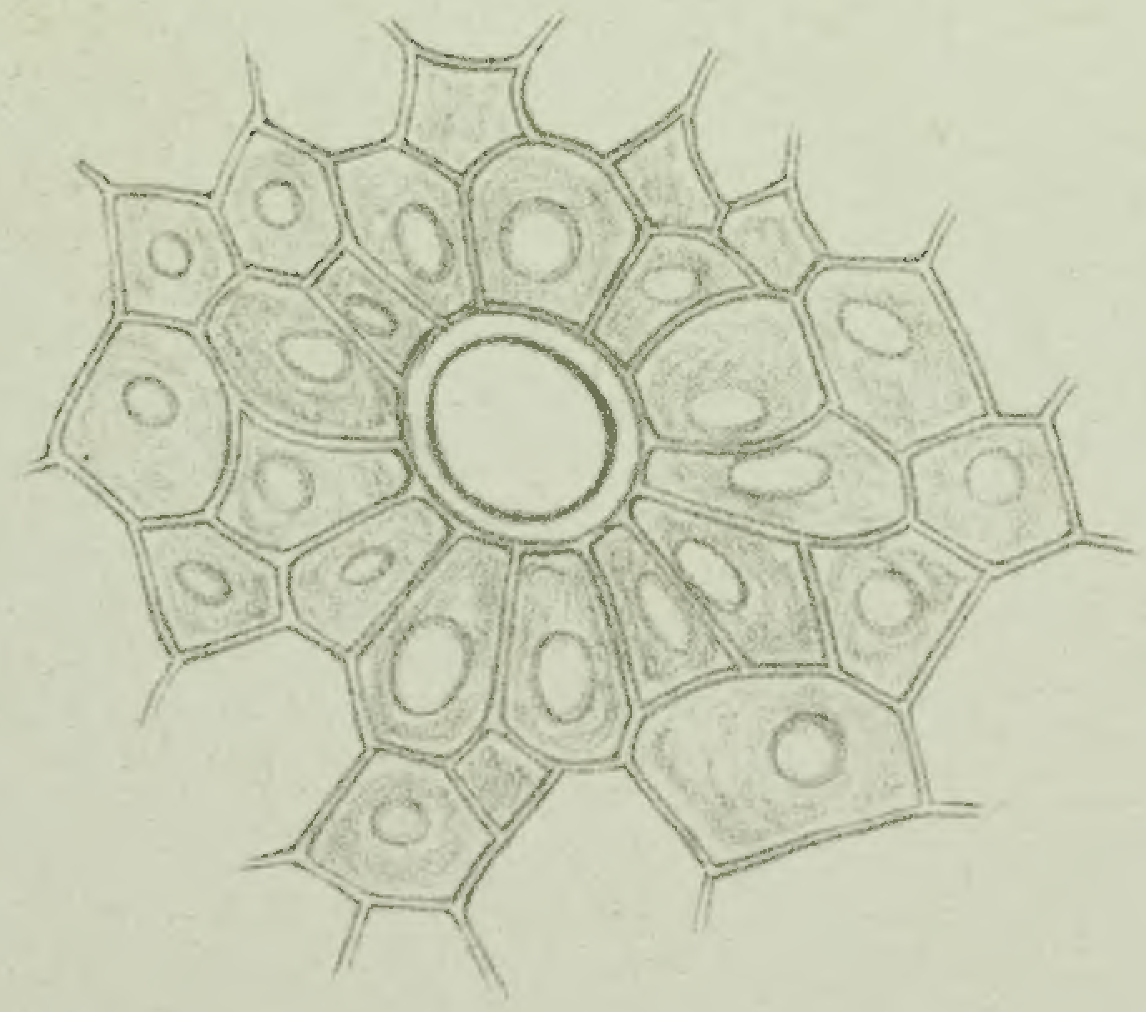
18.



20



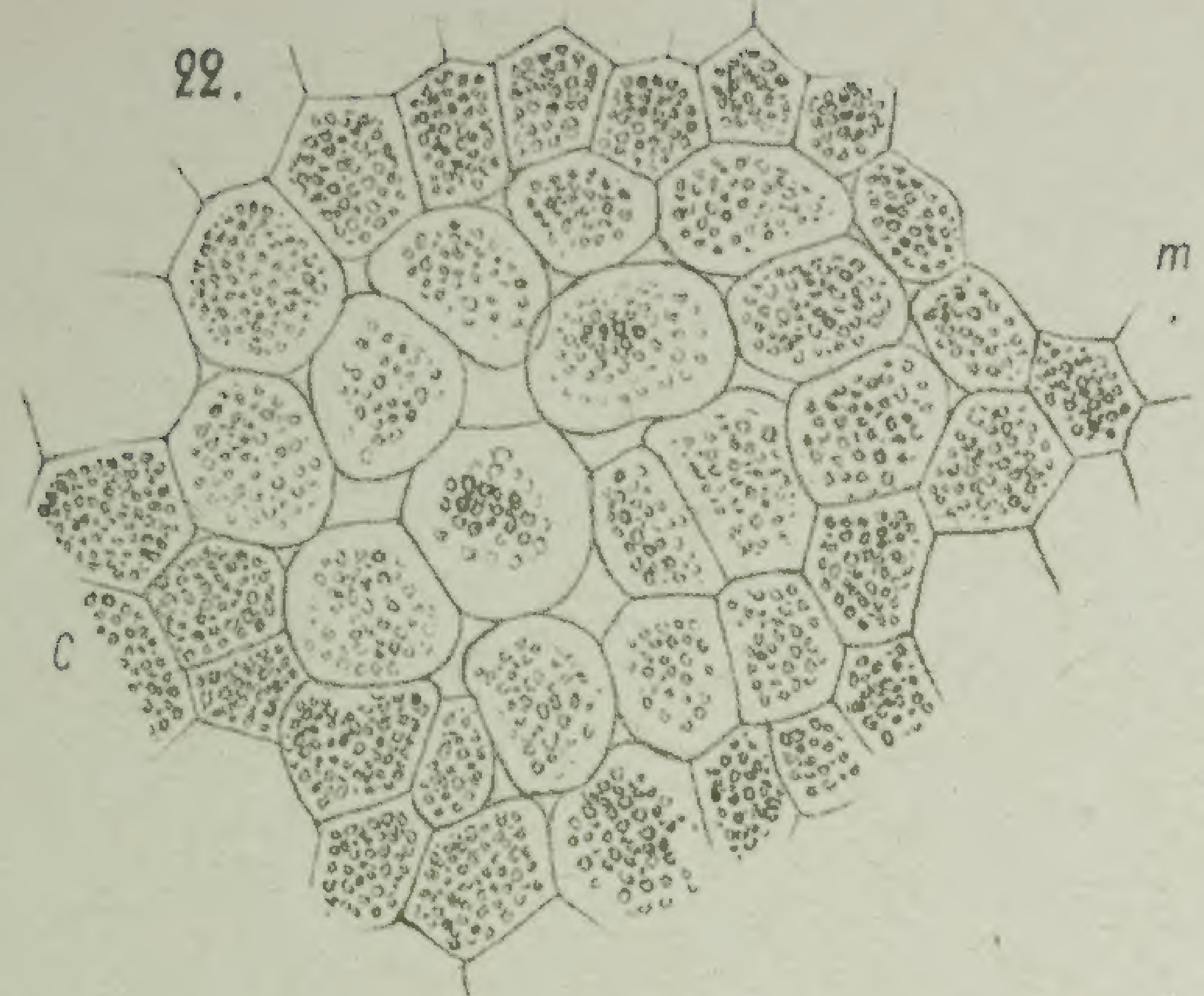
19.

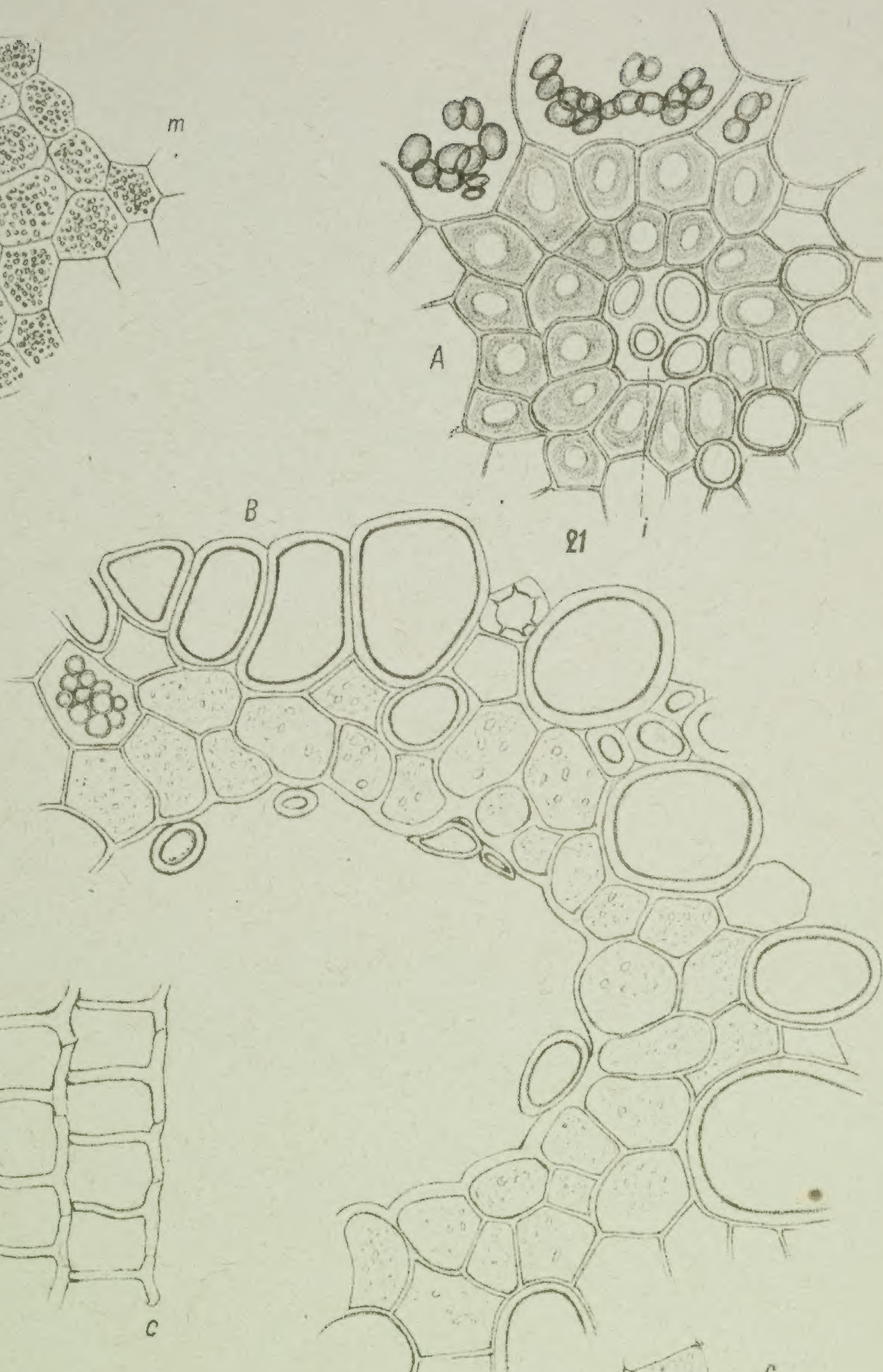


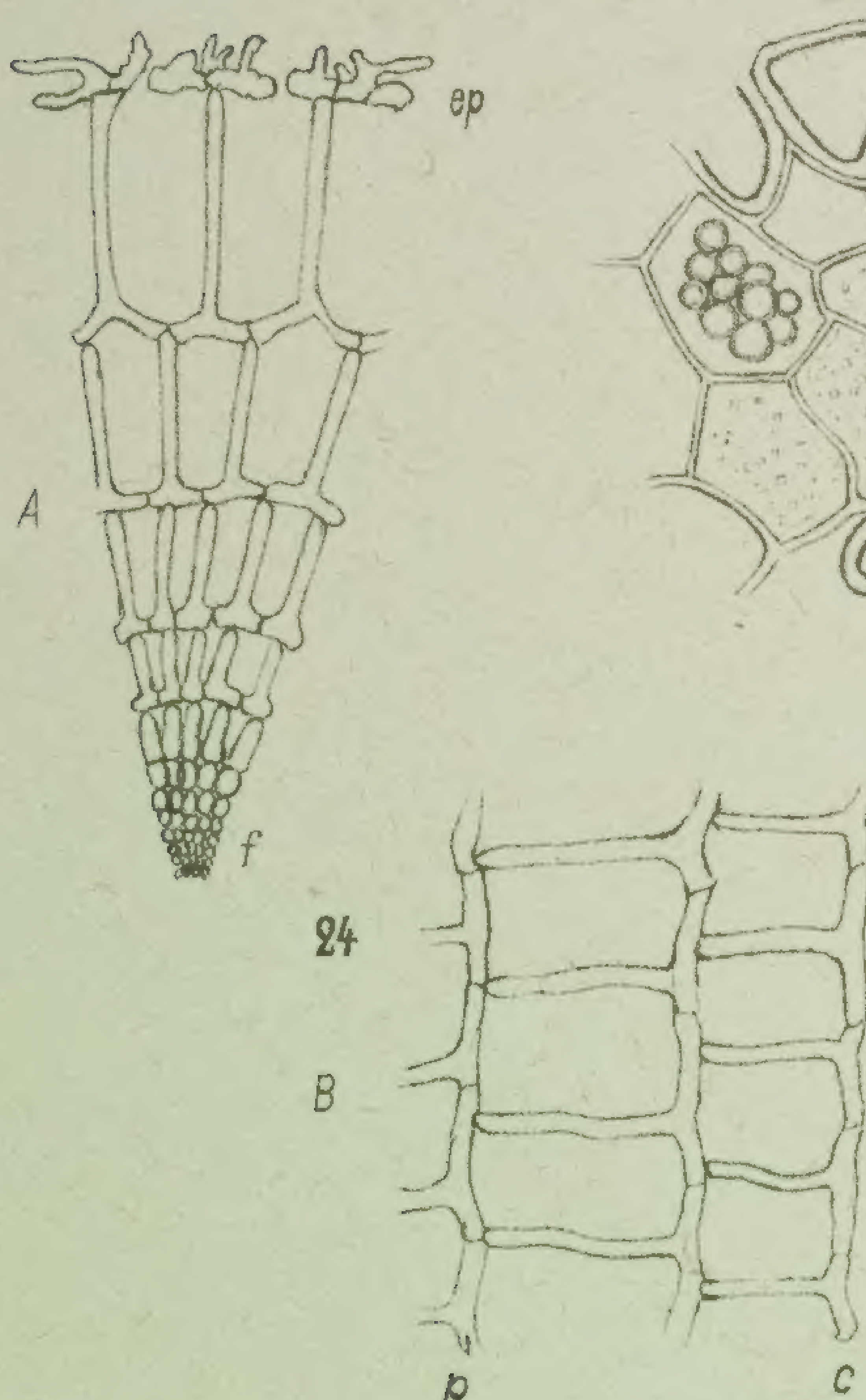
Autor del.

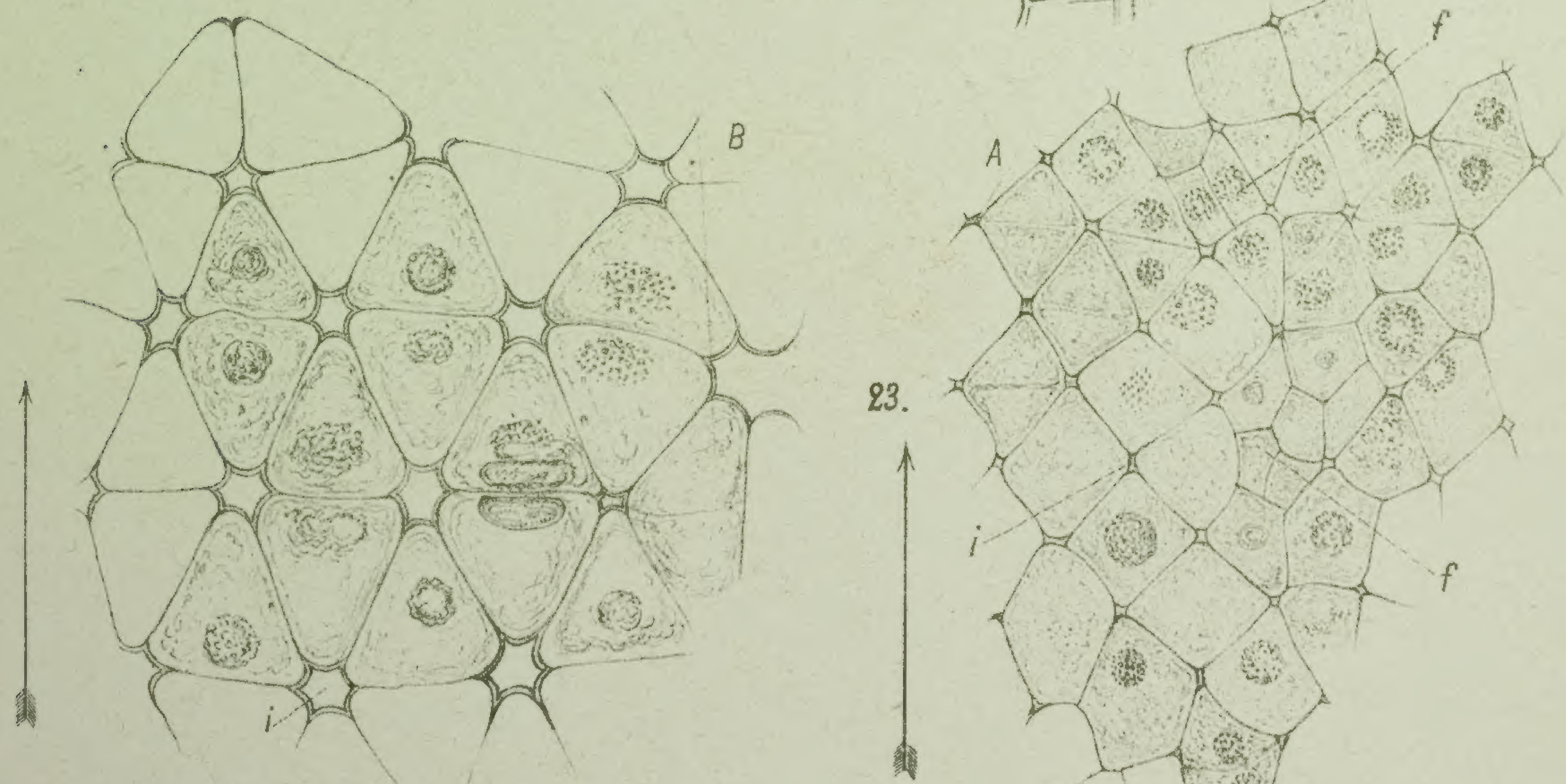
Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig.

Taf. V.









Autor del.

Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig.